

N° D'ORDRE : 331

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Claude DUFAY

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU PHOTOTROPISME DES
LÉPIDOPTÈRES NOCTUIDES.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 18 avril 1964 devant la Commission d'examen.

MM. J. WAUTIER	<i>Président.</i>
R. GINET	} <i>Examineurs.</i>
M. PAVANS DE CECCATTY	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1964

N° D'ORDRE : 331

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Claude DUFAY

Première thèse. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU PHOTOTROPISME DES
LÉPIDOPTÈRES NOCTUIDES.

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 18 avril 1964 devant la Commission d'examen.

MM. J. WAUTIER *Président.*

R. GINET
M. PAVANS DE CECCATTY } *Examineurs.*



PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1964

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

Doyens honoraires.

MM. LONGCHAMBON, DOUIN, MOUSSA, GAUTHIER Henri.

Professeurs honoraires.

MM. LOCQUIN, DE LARAMBERGUE, SOLLAUD, MENTZER, MOUSSA,
JAFFARD, DOUIN, HENRI EYRAUD, DEJARDIN, VIRET.

Doyen.

M. BRACONNIER.

Assesseurs.

MM. MESNARD, BOIDIN.

Professeurs.

MM. LONGCHAMBON	Minéralogie.
PRETTRE	Chimie industrielle.
COURTY	Chimie-Physique.
KUHNER	Botanique.
MALÉCOT	Mécanique rationnelle et appliquée.
PARIS	Chimie minérale.
AUMERAS	Chimie.
COLONGE	Chimie organique.
JANIN	Physique expérimentale.
FLANDRIN	Géologie appliquée.
BERNARD	Physique industrielle.
DUFAY Jean	Astronomie.
NIGON	Zoologie expérimentale.
GAUTHIER Henri	Géologie générale.
WAUTIER	Zoologie.
CHOPIN	Chimie biologique.
CUÉILLERON	Chimie.
BRACONNIER	Calcul différentiel et intégral.
EYRAUD Charles	Chimie-Physique appliquée.
SARAZIN	Physique nucléaire.
BOIDIN	Microbiologie et Mycologie.
PÉRÈS	Physiologie.
MESNARD	Electronique.
GRANDMONTAGNE	Physique.
BOUTILLIER	Minéralogie.
LAFOUCHIÈRE	Physique nucléaire.
DREUX	Chimie organique.
TEICHNER	Chimie industrielle.
PAVANS DE CECCATTY	Zoologie.

MM.	MERLIN	Chimie analytique.
	DUFAY Maurice	Physique de l'atmosphère.
	FRAISSE	Mathématiques.
	LUBET	Physiologie.
	PHILBERT	Physique nucléaire.
	COHEN-ADAD	Chimie.
	DAVID Louis	Géologie générale.
	CHANEL	Psychophysiologie.
	MAURY	Méthodes mathématiques de la physique.

Professeurs sans chaire.

MM.	GAUME	Physique.
	DEPRAZ	Physique nucléaire.
	FERON	Mathématiques.
	LAFORGUE	Physique.
	LEGAY	Zoologie expérimentale S. P. C. N.
	UZAN	Physique S. P. C. N.
	GAUTHIER Jean	Chimie.
	CHENEVOY	Géologie appliquée.
	GINET	Zoologie.
	ASCH	Physique.
	MICHEL Pierre	Minéralogie.
	DUCKET	Biologie végétale.

Maîtres de Conférences.

M ^{lle}	MAITROT	Physique.
M ^{me}	ERICSON	Physique générale.
MM.	GEVIN	Géologie générale.
	PONASSE	Mathématiques.
	D'INCAN	Physique.
	MARTEL	Mécanique.
	LEFEBVRE	Mathématiques.
	PERNET	Mathématiques.
	CHÉRY	Physique.
	BERGEON	Physique C. S. U.
M ^{lle}	GAUTHERON	Chimie biologique.
MM.	MATHIEU	Mécanique des fluides.
	ERBEIA	Physique.
	DESCOTES	Chimie organique.
	PICARD	Mathématiques.
	LEMOIGNE	Botanique.
	DEMARCO	Géologie générale.
	MICHEL Georges	Biochimie.
	LEBRETON	Biologie végétale.
	DAVID Jean	Biologie animale.
	TOUSSET	Chimie propédeutique.

Maître de Conférences adjoint. Chimie : M. PIERRON.

Secrétaire principal honoraire : M. ROUX.

Conseiller administratif : M. BURNET.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU PHOTOTROPISME DES LÉPIDOPTÈRES NOCTUIDES

Par C. DUFAY

SOMMAIRE

INTRODUCTION	283
Travaux antérieurs (283). Buts et réalisation de ce travail (286). Plan suivi (287). Choix du matériel biologique (287). Termes employés (288).	
GÉNÉRALITÉS	290
I. — <i>Observations sur le phototropisme dans la nature</i> 290	
Comportement autour des sources de lumière (290). Rôle plus attractif du proche ultraviolet (291). Observations sur l'action des conditions environnantes (292) : facteurs atmosphériques (292) ; rôle de la lumière de la lune (294).	
II. — <i>Le phototropisme expérimental. Matériel et techniques</i> 297	
Le matériel biologique (297). Appareillage (298). Mesures photométriques (303). Expérimentation (305). Caractères mesurés (306). Constance des facteurs ambiants (307). Analyse statistique des résultats (308).	
CHAPITRE PREMIER. — LE COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE EXPÉRIMENTAL.....	310
La réaction au stimulus lumineux (310). Variations individuelles du comportement (310). Comparaison de l'action de la lumière directe et de la lumière diffusée (312). Adaptation à l'obscurité préalable (315).	
CHAPITRE II. — ACTION DE L'ÉCLAIREMENT EN LUMIÈRE BLANCHE.....	318
Réactions en présence de deux sources d'intensité inégale (318). Réactions en présence d'une seule source de lumière (320). Conclusion : mise en évidence d'un seuil de réaction (324).	
CHAPITRE III. — ACTION DE L'ÉCLAIREMENT EN LUMIÈRES MONOCHROMATIQUES....	326
Lumière rouge (327). Lumière orange (328). Lumière jaune (328). Lumière verte (330). Lumière bleue (331). Proche ultraviolet (332). Résumé et conclusions (336).	

CHAPITRE IV. — INFLUENCE DE LA LONGUEUR D'ONDE A ÉNERGIE ÉGALE.....	339
Rappel bibliographique (339). Variations du comportement phototropique en fonction de la longueur d'onde (une seule source) (340) : résultats des expériences précédentes faites en lumières colorées (340); réactions de diverses espèces à différentes longueurs d'onde isoénergétiques (344). Action simultanée de deux lumières colorées différentes d'égale intensité (346). Action simultanée de la lumière blanche et d'une lumière monochromatique (350). Résumé (352).	
CHAPITRE V. — INFLUENCE DE LA FRÉQUENCE DE LUMIÈRES INTERMITTENTES.....	354
Rappel bibliographique (354). Comparaison de l'action d'une source alimentée en courant continu ou en courant alternatif (50 c/s) (354). Action de la fréquence d'une seule lumière intermittente (356). Action simultanée d'une lumière intermittente et d'une lumière continue (358). Conclusions (359).	
CHAPITRE VI. — RECHERCHE D'UNE ACTION DE LA LUMIÈRE POLARISÉE.....	361
Rappel bibliographique (361). Action d'une seule source de lumière (361). Action simultanée de deux lumières polarisées vibrant dans des plans perpendiculaires (363). Conclusion (364).	
CHAPITRE VII. — RELATION ENTRE LE PHOTOTROPISME ET LES PHOTOPÉRIODES....	365
Relation entre le rythme d'activité et la photopériode (365). Etude de l'influence de la photopériode sur les réactions à la lumière (366) : modifications de la photopériode (367); suppression de la photopériode (369) : par maintien permanent dans l'obscurité (369) et à la lumière (370). Conclusions (371).	
CHAPITRE VIII. — RECHERCHES DE DIFFÉRENCES DE COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE ENTRE LES DEUX SEXES	373
CHAPITRE IX. — RÔLE DES DIVERS ORGANES SENSORIELS DANS LE PHOTOTROPISME..	377
I. — <i>Organes photorécepteurs: yeux composés et ocelles.</i>	377
Structure des yeux (377). Méthode d'expérimentation (378). Vernissage des ocelles (380). Vernissage des yeux composés (387). Vernissage des yeux composés et des ocelles (389). Conclusions (389).	
II. — <i>Autres organes sensoriels</i>	392
Ablation des antennes (392). Sensibilité dermatoptique. Vernissage total des yeux et des ocelles (394).	
CONCLUSIONS	395
Caractéristiques du phototropisme des Noctuides (395). Constance de ces caractères parmi les Noctuides (396). Intégration du phototropisme dans l'éthologie des Noctuides (397). Les réactions à la lumière des Noctuides et les théories générales du phototropisme (399).	
BIBLIOGRAPHIE	402

AVANT-PROPOS

Depuis longtemps, les problèmes que pose le phototropisme des Lépidoptères nocturnes ont fixé mon attention. En me donnant ce travail comme sujet de thèse de Doctorat, M. le P^r P.-P. GRASSÉ répondait donc à mes vœux. Je lui en exprime ma profonde reconnaissance, ainsi que toute ma gratitude pour m'avoir d'abord accueilli à son laboratoire comme chercheur du C. N. R. S., puis permis de poursuivre mes recherches à Saint-Michel-l'Observatoire (Basses-Alpes). Ses précieux conseils m'ont éclairé constamment et je lui en sais un gré infini.

Grâce à la bienveillance de M. J. WAUTIER, Professeur de Zoologie à la Faculté des Sciences de Lyon, qui m'a ensuite accepté parmi les chercheurs de son Laboratoire, j'ai pu continuer cette étude à l'Observatoire de Haute Provence, à Saint-Michel, durant tous les printemps, étés, et automnes; je lui suis extrêmement reconnaissant des encouragements, de l'appui, et des suggestions qu'il n'a cessé de me prodiguer tout au long de la réalisation de ce travail.

Mes bien vifs remerciements vont aussi à M. J. BOURGOGNE, Sous-Directeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, mon « parrain » au C. N. R. S., à MM. M. PAVANS DE CECCATTY et R. GINET, Professeurs de Zoologie à la Faculté des Sciences de Lyon, dont les suggestions m'ont été très utiles pour rédiger ce mémoire, ainsi qu'à M. L. MARTEL, Maître de Conférences de Mécanique à la Faculté des Sciences de Lyon, qui m'a guidé avec une très grande amabilité dans l'analyse statistique des résultats de mes expériences.

Je ne peux oublier non plus la part prise dans la réalisation matérielle de cette étude, par M. A. TERZAN, Attaché de Recherche au C. N. R. S., qui a exécuté toutes les figures, et par M^{lle} A. M. FRINGANT, Chargée de Recherche au C. N. R. S., qui a vérifié tous mes calculs statistiques.

INTRODUCTION

Travaux antérieurs.

Si de très nombreuses recherches ont été poursuivies sur le phototropisme animal depuis plus de 50 ans, assez peu, semble-t-il, ont été consacrées à celui d'animaux complètement nocturnes comme les papillons de nuit, dont l'activité est inhibée par la lumière du jour.

Le phototropisme des Lépidoptères nocturnes est un phénomène banal et couramment observé; cependant, leurs réactions à la lumière, plus particulièrement celles des imago, ont été étudiées en laboratoire bien moins souvent que celles

de divers autres arthropodes. Beaucoup d'expériences ont été pratiquées sur d'autres insectes d'élevage plus facile, et d'importants travaux d'ensemble ont été réalisés au cours des dernières années sur les réactions phototropiques des Criquets (P.-P. GRASSÉ, 1922-1923; R. CHAUVIN, 1941; P. CASSIER, 1960, 1962 *a, b*), des Termites (G. RICHARD, 1951), de la Blatte (M. GOUSTARD, 1958), de la Drosophile (J. MEDIONI, 1961), etc. Celles des adultes des Lépidoptères, et surtout des Noctuides, n'ont par contre fait l'objet jusqu'à présent d'aucune étude analogue. Cependant, quelques auteurs ont orienté leurs recherches sur le phototropisme de papillons appartenant à d'autres familles que les Noctuides, et plus ou moins nocturnes, ou même diurnes.

1° Expériences sur les imagos.

W. L. DOLLEY Jr. (1916, 1917) a examiné certaines réactions du Nymphalide (diurne) *Vanessa antiopa* L. à une lumière intermittente, et a opéré sur ce Rhopalocère des vernissages oculaires. Il a constaté que sa vitesse de déplacement ne varie guère suivant l'intensité de la source lumineuse, et que l'orientation de la Vanesse par rapport aux rayons lumineux ne dépend pas entièrement des intensités relatives perçues par chacun des yeux composés.

LUTZ (1924) a signalé le premier la sensibilité à l'ultraviolet des papillons de nuit : une fenêtre munie d'un écran violet sombre et transparent à l'ultraviolet les attire plus qu'une autre aux vitres claires.

A. PETERSON et G. J. HAEUSSLER (1928) ont étudié en laboratoire le phototropisme des Tortricides *Laspeyresia pomonella* L. et *Laspeyresia molesta* Busck en présence de diverses lumières colorées. Le nombre des Tordeuses attirées dans leur appareil d'expérimentation dépend de l'intensité lumineuse, mais à énergie approximativement égale, très peu ou même aucun papillon ne vole vers la lumière rouge; l'orange, le jaune et le vert ne seraient pas attractifs en présence d'une lumière bleue, mais le violet, puis l'ultraviolet le seraient plus que cette dernière couleur.

T. KABURAKI et T. IWASA (1933) ont soumis le Pyralide *Chilo simplex* à différentes intensités en lumière blanche et déterminé son seuil de réaction à cette lumière aux environs de 10^{-4} à 10^{-5} lux; ils ont observé le plus de réactions positives entre 0,01 et 0,09 lux environ, et un « point de polarisation nulle » (comme le définit RICHARD : Thèse, 1951) à 0,092 lux.

Le phototropisme d'*Ephestia kuehniella* Zeller, de la même famille, a été étudié par H. BRANDT (1934), qui ne trouve pas de différence de comportement vis-à-vis de la lumière entre les deux sexes de cette espèce; KLINGEBEIL (1938) a surtout comparé les réactions à la lumière de diverses lignées de races mutantes de cette Pyrale.

G. E. MARSHALL et T. E. HIENTON (1938) ont expérimenté le Carpocapse *Laspeyresia pomonella* L., dont le plus grand nombre de réponses positives est provoqué par une lumière bleu-violet accompagnée de radiations du proche ultraviolet.

Le Pyralide *Pyrausta nubilalis* L. a aussi servi de matériel expérimental à G. A. FICHT et T. E. HIENTON (1941), qui trouvent chez cette espèce un maximum réactionnel avec une lumière bleue ou violette, et un nombre de papillons attirés proportionnel à l'intensité employée; d'après eux, l'ultraviolet moyen (320 mμ et 297 mμ) n'exercerait aucune attraction sur ce Lépidoptère.

Enfin, W. G. WELLINGTON (1948) a comparé les réactions à la lumière des mâles et des femelles du Tortricide *Christoneura fumiferana* Cl. en présence de deux sources de lumière; il a observé, pour les femelles, soit un comportement photonégatif, soit une orientation du type compas de lumière (« light-compass »), et il a constaté que les femelles fécondées et n'ayant pas encore pondu ne volaient pas vers la lumière.

P. A. GLICK (1955) a soumis *Pectinophora gossypiella* Saunders à deux lumières,

différentes à la fois par les longueurs d'onde et l'énergie émises, de sorte que ses expériences sont difficiles à interpréter.

Plus récemment, R. A. STERMER (1959) a réalisé une étude des réponses de différents Microlépidoptères (*Laspeyresia molesta*, *Ephestia cautella* Wlk., *Plodia interpunctella* Hb.) à diverses lumières monochromatiques; il a trouvé, dans le spectre, deux régions (500 m μ et 334 à 365 m μ) qui les attirent le plus. Sa méthode d'expérimentation est toutefois critiquable, en particulier dans la façon de comparer l'action des lumières colorées.

Tous ces travaux, à l'exception de ceux de W. L. DOLLEY Jr., sont donc consacrés à des Microlépidoptères, dont l'éthologie est en général assez différente de celle des Noctuides. Les conditions physiques, en particulier photométriques, réalisées dans le cas de la comparaison des diverses longueurs d'onde, n'ont pas toujours été très correctes. D'autre part, dans presque toutes ces expériences, les méthodes suivies consistent à soumettre simultanément un nombre important d'individus aux mêmes stimulus lumineux, puis à compter ceux attirés par chacune des sources colorées, et à calculer ainsi les pourcentages des réponses provoquées par chacune d'elles. Le comportement photocinétique *individuel* n'a donc pas été examiné; le plus souvent, l'action d'un seul stimulus donné n'a pas été étudiée, sauf par KABURAKI et IWASA, et par W. L. DOLLEY Jr.

A. GROSS (1913) est le seul auteur qui a effectué des expériences de laboratoire sur le phototropisme des imagos d'une noctuelle (*Feltia subgothica* Haw.), car, depuis, aucun travail analogue n'a été réalisé sur des noctuelles adultes. A. GROSS, en effet, a soumis, dans de bonnes conditions techniques et expérimentales, les individus de cette espèce à deux lumières d'égale intensité énergétique, mais de couleurs différentes. Il a ainsi montré que, dans le visible, le bleu est plus attractif que le vert, le vert que le jaune, et le jaune que le rouge.

2° Expériences sur les chenilles.

Le phototropisme des Larves de Lépidoptères a été l'objet d'assez nombreuses recherches. Mais les réactions des chenilles ne posent pas les mêmes problèmes que celles des adultes dont la physiologie sensorielle est différente. Elles ne nécessitent pas les mêmes techniques et doivent être étudiées en suivant d'autres méthodes d'expérimentation. Le travail exposé ici ne concernant que le phototropisme des imagos des Noctuides, cette revue bibliographique n'englobera pas tous les travaux consacrés seulement à celui des chenilles, comme ceux de MAYER et SOULE (1906); C. ACQUA (1916), sur *Bombyx mori*; M. MANQUAT (1921), sur *Euproctis phaeorrhæa* Don.; H. et P. VOUKASSOVITCH (1926), sur *Hyponomeuta malinellus*; M^{lle} GOLDSMITH (1928), sur *Galleria melonella* L.; W. K. WEYRAUCH (1930), sur *Herse convolvuli* L.; H. BRANDT (1934-1935) et K. H. KLINGEBEIL (1938), sur *Ephestia kuehniella* et diverses espèces; L. G. HULLS (1938), sur *Sphinx ligustri* L.; W. LUDWIG et I. SCHNEIDER-HEMPEL (1954-1955), sur *Lymantria dispar* L.; L. DE RUITER et I. J. VAN DER HORN (1957), sur *Dilina tiliae* L.; J. KLEINHOUT (1957), sur *Bupalus piniarius* L.; etc.

3° Observations avec des pièges lumineux.

De très nombreuses notes ont aussi été publiées par les entomologistes sur le comportement des Lépidoptères nocturnes autour des sources de lumière, mais celles-ci ont eu le plus souvent des buts pratiques pour la capture par pièges lumineux. L'utilisation de tels pièges a servi à un assez grand nombre d'études sur l'attraction des papillons par la lumière : J. PERRAUD (1904), sur des Tortricides et des Pyralidides parasites des vignes; PARROTT et COLLINS (1934), sur le Carpacapse;

HERMS et ELLSWORTH (1934), sur le Carpocapse, *Ephestia figulilella* Gregson, et *Platyptilia carduidactyla* Riley; WILLIAMS (1936 à 1940); WILLIAMS et SINGH (1951); HAMILTON et STEINER (1939), sur le Carpocapse; FICHT et HENTON (1939), sur *Pyrausta nubilalis*; CARRUTH et KERR (1937), sur la noctuelle *Chloridea armigera* Hb.; MADSEN (1948); ROBINSON (1952); FROST (1954, 1955); GLICK et HOLLINGSWORTH (1954, 1956), sur *Pectinophora gossypiella*; MERKL et PERIMMER (1954); etc.

De telles expériences, consistant généralement à comparer les nombres des Lépidoptères attirés dans la nature et recueillis selon la source attractive, ne constituent pas une étude du phototropisme seul. Les résultats obtenus par une telle méthode dépendent, en effet, surtout de l'activité des insectes, qui est sous l'influence des facteurs extérieurs : température, hygrométrie, vents, lumière de la lune, etc. L'expérimentation en laboratoire, où ces facteurs peuvent être maintenus à peu près constants, permet de faire porter les recherches seulement sur les réactions à la lumière.

Buts et réalisation de ce travail.

Pour les Lépidoptères Noctuides, placés dans des cages largement aérées, les conditions expérimentales s'éloignent moins des conditions naturelles que pour d'autres insectes. Par exemple, comme l'a justement remarqué CHAUVIN (1956), la « table d'expérience » ne doit posséder que très peu de points communs avec le milieu naturel des Termites. D'autre part, les Lépidoptères nocturnes sont attirés la nuit, au cours de leurs vols, par les sources de lumière. Les tests réalisés en laboratoire, et consistant à les soumettre à un faisceau lumineux, ne peuvent donc être qualifiés, selon CHAUVIN (1962), d'« artefacts », ce qui paraît vraiment être le cas lorsqu'il s'agit d'insectes diurnes comme les criquets ou les papillons de jour.

Pour l'étude du phototropisme, les papillons de nuit présentent donc l'avantage de rapprocher le plus, semble-t-il, les conditions expérimentales des conditions naturelles. Je me suis donc efforcé de travailler dans les conditions les moins artificielles possibles; par exemple, dans l'étude de l'influence de l'éclairement, je n'ai utilisé que d'assez faibles énergies, la plus forte, expérimentée en lumière diffusée, correspond à l'éclairement produit par la pleine lune.

La réalisation pratique des expériences a été entourée du maximum de garanties quant à leur correction physique, en particulier photométrique. Cela a pu être fait grâce à l'obligeance des différents services de l'Observatoire de Haute Provence (Saint-Michel-l'Observatoire, Basses-Alpes) (où ce travail a été effectué pour sa plus grande partie), qui m'ont soit prêté le matériel optique et physique nécessaire (filtres neutres, filtres colorés, etc.) et les instruments de mesure, soit prodigué les conseils et les renseignements les plus utiles.

Mes recherches, poursuivies sur certains Noctuides, ont eu pour but de préciser les caractéristiques encore peu connues des réactions de ces insectes à la lumière. Je me suis efforcé d'analyser l'influence sur celles-ci des différents facteurs entrant en jeu, en examinant successivement l'action de chacun d'eux, quand tous les autres sont maintenus à peu près constants. Cela conduit, en particulier par le moyen de la détermination des seuils, à l'étude de la sensibilité visuelle de ces papillons aux différentes qualités de la lumière (intensité, longueur d'onde, fréquence, polarisation). Les stimulus visuels qui les orientent, ou qui leur permettent de s'orienter au cours de leurs vols pendant la nuit, peuvent ainsi être déterminés. La recherche de la participation des deux sortes d'organes photorécepteurs — yeux composés et ocelles latéraux — dans le phototropisme, permet aussi d'établir la sensibilité de chacun d'eux, ainsi que leur rôle dans l'orientation naturelle de ces insectes.

Plan suivi.

Le plan de cet exposé résulte de la classification faite par VIAUD (1938) des différents facteurs régissant le comportement phototropique des animaux. Ils peuvent être classés en deux grandes catégories : d'une part, les *facteurs externes* qui sont les conditions environnantes (température, hygrométrie, etc.) et les caractéristiques du stimulus lumineux, et, d'autre part, les *facteurs internes* propres à l'animal lui-même, dépendant de son sexe, de son âge, de son état physiologique et de l'excitation de ses centres nerveux.

Après avoir examiné assez brièvement le phototropisme tel qu'il est observé dans la nature, et étudié l'influence que peuvent exercer les diverses conditions environnantes (température, hygrométrie, vents, etc.), j'exposerai les méthodes de travail, puis les résultats de toutes les expériences faites en laboratoire lorsque ces facteurs sont maintenus à peu près constants.

Une première série de chapitres sera alors consacrée à l'action des diverses caractéristiques du stimulus lumineux : intensité de la lumière blanche, éclairage énergétique en lumières monochromatiques, longueurs d'onde isoénergétiques, fréquences des lumières intermittentes, polarisation de la lumière. La sensibilité photique pouvant être modifiée par le maintien à la lumière ou à l'obscurité permanente, comme PAYNE et DÜRRWÄCHTER l'ont observé sur la *Drosophile*, il sera traité ensuite de l'action possible de la photopériode.

Puis j'étudierai quelques facteurs internes, principalement les différences éventuelles de comportement entre les deux sexes, et le rôle joué par les organes sensoriels dans le phototropisme, en particulier le problème du rôle respectif des yeux composés et des deux ocelles latéraux. La question d'une sensibilité à la lumière « extra-oculaire » ou dermatoptique sera alors examinée.

En conclusion, les résultats trouvés sur les Noctuides seront dégagés, et confrontés avec les théories du phototropisme. Ils permettront également d'essayer de préciser alors la sensibilité visuelle des Noctuides la nuit, et les processus de leur orientation.

Choix du matériel biologique.

Parmi les Lépidoptères vraiment nocturnes, j'ai choisi la famille des Noctuides pour poursuivre cette étude, puisqu'un très petit nombre d'expériences seulement a été fait sur des espèces de ce groupe. Cela provient sans doute du fait que ces insectes constituent un matériel assez délicat, de maniement peu commode. Mais ce sont les papillons de nuit de beaucoup les plus nombreux et ils sont plus robustes que les Pyralidides, Géométrides, etc., qui seraient d'élevage plus facile. De plus, ils réagissent aux stimulus lumineux plus rapidement que la plupart des « Bombycides » et Sphingides, dont la grande taille exigerait d'ailleurs l'emploi de cages d'expérience plus vastes.

Parmi les Noctuides, mon choix a porté plus particulièrement sur *Noctua pronuba* L. (le « Hibou » ou la « Fiancée »), pour des raisons surtout pratiques : c'est en effet une espèce commune qui permet de disposer d'assez nombreux individus pendant une période assez prolongée dans l'année (mai-juillet et août-octobre). Sa taille, supérieure à la moyenne des Noctuelles de nos régions, rend aussi les manipulations plus faciles ; il est, par exemple, plus commode d'opérer sur elle des vernissages des surfaces oculaires. D'autres Noctuides ont aussi été expérimentés : *Noctua fimbriata* Schreb., très voisine de *pronuba*, *Phlogophora meticulosa* L. (la « Meticuleuse »), d'une sous-famille différente (Amphipyridinae au lieu

de Noctuidae), toutes deux choisies en raison de leurs assez grandes dimensions, et à cause des périodes de leur vie imaginaire (mars-avril et septembre-novembre pour *meticulosa*, juillet-août pour *fimbriata*), qui ne coïncident pas totalement avec celles de *pronuba*.

Diverses autres espèces de Noctuidae ont aussi servi à cette étude (voir Planche I).

Termes employés.

Afin d'éviter des répétitions dans les chapitres suivants, il me semble utile de préciser dès maintenant dans quel sens seront employés certains termes.

La réaction des papillons de nuit à la lumière est une réaction positive dans la plupart des cas. Il y a alors, d'une part, orientation par rapport aux rayons lumineux, et, d'autre part, mouvement vers la source de lumière. Au sens strict, la réaction d'orientation dirigée est une *taxie*. Par réaction *phototaxique* ou *phototropique*, j'entends l'ensemble de la réponse positive de l'insecte.

Le *seuil de réaction* est le minimum d'énergie lumineuse nécessaire pour provoquer une réaction positive de l'individu éprouvé. Le *point de neutralité* ou de « polarisation nulle », tel que l'a défini RICHARD (Thèse, 1951, p. 520) est la valeur maximale de l'énergie lumineuse pour laquelle la réponse positive cesse d'avoir lieu, l'animal devenant alors indifférent à la lumière.

Le *temps de latence* est défini plus loin ainsi que le *taux de réaction*.



PLANCHE I. — NOCTUIDES EXPÉRIMENTÉS

1. *Noctua pronuba* L. — 2. *Noctua fimbriata* Schreb. — 3. *Phlogophora meticulosa* L.
 — 4. *Scotia ipsilon* Hfn., ♂. — 5. *Id.*, ♀. — 6. *Amathes c-nigrum* L. — 7. *Pachetra*
sagittigera Hfn. — 8. *Mamestra w-latinum* Hfn. — 9. *Mythimna vitellina* Hb. —
 10. *Ammoconia senex* Geyer.

GÉNÉRALITÉS

I. — OBSERVATIONS SUR LE PHOTOTROPISME DANS LA NATURE

1° Comportement autour des sources de lumière.

Lorsqu'une lumière est placée isolément à une hauteur suffisante au-dessus du sol, les mouvements que font autour d'elle un grand nombre des Lépidoptères attirés, montrent que leur orientation axiale par rapport aux rayons lumineux est le plus souvent *ménotaxique* : ils décrivent en effet des spirales autour de la source lumineuse, en coupant sous un angle constant les rayons émis par celle-ci (1) (réaction du compas lumineux).

Après avoir volé ainsi pendant un temps plus ou moins long, l'insecte finit par s'immobiliser à la lumière, ou bien il présente une tendance lucifuge en se posant dans les zones les moins éclairées. Dans le premier cas, il se place souvent en s'orientant en sens inverse des rayons lumineux.

Après la photostimulation initiale, il présente donc souvent une certaine « photophobie », mais, de toute façon et le plus fréquemment, une photo-inhibition durable sous l'effet du plus grand éclaircissement.

Avec une source de lumière extrêmement vive, les Lépidoptères semblent être attirés seulement jusqu'à une certaine distance de celle-ci, et une grande proportion d'entre eux ne l'approche pas, s'enfuit ou se pose avant de l'atteindre. Cela est observé par exemple autour des lampes les plus intenses, comme une lampe à vapeur de mercure de 500 ou de 1 000 watts. T. KABURAKI et T. IWASA (1933) ont constaté, avec *Chilo simplex*, en laboratoire, un phénomène analogue : à 3 m d'une lampe, ce papillon, précédemment attiré, ne l'est plus, et tend à fuir la lumière. ROBINSON (1951) a également signalé l'existence, autour d'une forte lumière, d'une zone de « répulsion » ou d'inhibition, qui est d'autant plus grande que l'éclaircissement est plus intense.

D'autre part, les concentrations de nombreuses sources de lumière artificielle, qui produisent un très fort éclaircissement, n'attirent plus que très faiblement les Lépidoptères nocturnes (par exemple aux abords des éclairages urbains), mais les lampes isolées exercent, par contre, une très forte attraction. Il s'agit là probablement d'un fait semblable au précédent.

(1) Selon la définition de KÜHN (Phototropismus und Phototaxis der Tiere (*Handbuch der norm. und pathol. Physiologie*, von BETHE), Berlin, 1929.

Des sources d'intensités différentes ne semblent pas stimuler de la même manière les divers papillons de nuit : quelquefois, la proportion des « Bombycides » et des Noctuides paraît plus grande autour des plus fortes, celle des Géométrides et des Pyralidides autour des plus faibles.

2° Rôle plus attractif du proche ultraviolet.

L'attraction des Lépidoptères nocturnes par la lumière artificielle a été remarquée, sans être comprise, dès l'antiquité (ARISTOTE, PLINE). Les plus anciennes observations concernant la capture de ces insectes au moyen de lumières datent de près de 100 ans (BERCE, DEPUSET). On a recherché alors quelles sortes de lumières sont les plus efficaces, en particulier quelles lumières colorées les attirent le plus. Ainsi, J. PERAUD (1904), en procédant avec des « lampes-pièges » dans des vignes, s'aperçoit que le nombre des Pyralidides et Tortricides recueillis dépend moins de l'intensité que de la longueur d'onde des lumières, et que la lumière blanche serait plus attractive.

L'apparition des lampes émettant des radiations ultraviolettes permet ensuite de constater la plus grande efficacité de celles-ci sur certaines catégories d'insectes, en particulier sur certaines familles de Lépidoptères nocturnes dont les individus adultes n'étaient capturés que rarement auparavant (Notodontides principalement). La sensibilité à l'ultraviolet chez les insectes était d'ailleurs connue depuis les travaux du myrmécologue LUBBOCK, et l'attraction de la Drosophile par le proche ultraviolet (360 m μ) a été montrée par LUTZ et RICHTMEYER en 1922, celle des papillons de nuit par LUTZ en 1924. PETERSON et HAEUSSLER l'ont également signalée en 1928, d'après des expériences faites sur *Laspeyresia molesta*.

Depuis quelques années, les lampes à vapeur de mercure sont utilisées de plus en plus couramment par les entomologistes pour attirer les papillons de nuit. Ceux-ci viennent voler autour d'elles en nombre beaucoup plus grand que près des lampes à incandescence, comme l'ont fait remarquer CARRUTH et KERR (1937) avec la Noctuelle *Chloridea armigera* Hb., HAMILTON et STEINER (1939) avec le Carpocapse, etc.

Les lampes à vapeur de mercure munies d'un filtre ne laissant passer que le proche ultraviolet (entre 302 et 405 m μ) exercent sur les insectes nocturnes, en particulier sur les Lépidoptères, une attraction semblable à celle des précédentes, dépourvues de filtre de Wood, et plus grande que celle des lampes à incandescence (MADSEN, 1948; DUFAY, 1951; GLICK, 1954; FROST, 1954, 1955; STAHL, 1954; MERKL et FRIMMER, 1955; GLICK et HOLLINGSWORTH, 1956; etc.). Le phototropisme de ces insectes est donc aussi intense sous l'effet du proche ultraviolet seulement. Cela montre que la plus grande efficacité des lampes à vapeur de mercure est due au proche ultraviolet qu'elles émettent. Ce dernier a donc un

pouvoir stimulateur plus grand que celui des autres radiations, ce que confirme l'expérimentation en laboratoire.

En effet, ces lampes donnent le spectre des raies du mercure (jusqu'à 297 m μ lorsqu'elles sont entourées d'un globe de verre) auxquelles se superpose, dans la région visible, un spectre continu relativement peu intense. Les raies transportant le plus d'énergie sont principalement la raie verte (546 m μ) et celles du groupe 365-366 m μ (lumière de Wood). Lorsque la lampe est en quartz, celles de l'ultraviolet lointain sont relativement peu importantes, en particulier la raie de résonance (254 m μ). Les lampes n'émettant que du proche ultraviolet présentent une prépondérance des groupes de raies 366-365 m μ , 334 m μ et 312 m μ , et un spectre continu assez important autour de 350 m μ ,

Une lampe à vapeur de mercure, à haute tension et basse pression, dans le spectre de laquelle la raie de résonance dans l'ultraviolet assez lointain (254 m μ) est tout à fait prépondérante, a aussi été expérimentée : les insectes sont encore attirés, mais en nombre bien plus faible (DUFAY, 1950). Cette longueur d'onde n'exercerait donc pas une aussi grande stimulation que le proche ultraviolet. Mais pour obtenir des conclusions valables à partir de telles comparaisons, il serait nécessaire de procéder avec des éclairagements énergétiques égaux. D'autre part, le nombre des insectes recueillis dépend aussi des facteurs ambiants.

3° Observations sur l'action des conditions environnantes.

A. — FACTEURS ATMOSPHÉRIQUES

Il n'a pas été possible, au laboratoire, de faire varier dans des limites suffisantes les facteurs ambiants. Cette étude est donc réalisée de la façon suivante : au cours de sept étés et automnes successifs (1956-1962) sont notées les nuits pendant lesquelles un nombre bien plus grand d'insectes, en particulier d'individus de *Noctua pronuba*, a été attiré par une lampe à vapeur de mercure de 125 watts, allumée chaque soir dans un local ouvert de l'Observatoire de Haute Provence. D'après les relevés météorologiques journaliers faits dans cet Institut, les caractéristiques météorologiques de ces nuits sont comparées à celles des autres nuits du même mois. Les différences entre les unes et les autres peuvent ainsi être dégagées. Mais il est nécessaire d'éliminer de cette comparaison les périodes de pleine lune (soit les quatre jours qui la précèdent et les quatre qui la suivent), car la lumière de la lune semble inhiber le phototisme ou l'activité des papillons de nuit (voir plus loin).

1° **Action de la température.** — Sur 26 nuits favorables envisagées, 19 suivent une journée où la température maximale était en hausse de quelques degrés centigrades; dans 7 cas, cette hausse les a précédées d'un jour ou deux et s'est maintenue. Trois des 19 premières coïncident

justement avec le maximum mensuel de la température. Elles correspondent donc toutes à une élévation du maximum de la température diurne précédente.

2° **Humidité.** — Le degré hygrométrique ne semble pas intervenir, aucune caractéristique commune à la majorité ou à un nombre important de ces 26 nuits, n'a pu être trouvée. Mais, par contre, les variations d'un jour à l'autre de la tension de vapeur d'eau, ou du point de rosée, enregistrés au moment du maximum journalier du degré hygrométrique, montrent ceci : parmi 20 nuits notées comme les plus favorables, l'une et l'autre passent par un minimum dans 12 cas, et dans 4 par un maximum; dans les 4 autres, tous deux présentent une hausse. Un minimum du point de rosée pourrait donc être plus favorable qu'un maximum. D'ailleurs, dès qu'il se produit dans la nuit une très importante condensation de la vapeur d'eau, les Lépidoptères ne volent plus guère vers les pièges lumineux.

3° **Précipitations.** — Dans 12 des 26 cas examinés, il n'y en a pas eu. Elles sont inférieures à 2 mm dans 5, et supérieures à 2 mm — jusqu'à 50 mm — dans 9.

4° **Vent.** — Il est nul dans 8 cas, de tendance ouest dans 13 autres, mais sa vitesse est alors rarement supérieure à 4 m/s (soit 14,5 km/h, vitesse inférieure à celle des papillons de nuit en vol, exception faite des Géométrides).

5° **Pression atmosphérique.** — Aucune particularité bien nette ne peut être retenue, car un nombre égal (8) des nuits considérées se situe dans une période soit de hausse, soit de baisse de la pression atmosphérique. Celle-ci passe par un maximum pour 3 des nuits envisagées, par un minimum pour 2, et est stationnaire pour 2 autres. Trois des nuits les plus favorables coïncident avec le minimum mensuel de la pression atmosphérique, et une, avec le maximum mensuel.

6° **Nébulosité.** — Le ciel est clair au cours de 9 des 23 nuits, couvert au cours de 5 autres, et variable, plus ou moins couvert, ou se couvrant dans les 9 autres.

Il ressort de tout ceci que deux caractéristiques nettes, communes à tous les cas, peuvent être retenues : 1° la hausse de la température diurne précédente; 2° l'absence de vent, ou sa vitesse très faible, inférieure à celle du vol des Noctuides.

La relation entre le nombre des insectes attirés et la température a d'ailleurs été signalée par PARROTT et COLLINS (1934) pour le *Carpocapse*, par CARRUTH et KERR (1937) pour *Chloridea armigera*, par FICHT et HENTON (1939) pour *Pyrausta nubilalis*, par WILLIAMS (1940) et par MADSEN (1948). Tous ces auteurs ont en effet trouvé que les papillons sont plus nombreux lorsque la température est plus élevée

(PARROTT et COLLINS; CARRUTH et KERR; WILLIAMS), mais beaucoup moins quand elle est voisine de 60° F (soit environ 15,5° C) dans le Sud-Est des Etats-Unis (FICHT et HIENTON; PARROTT et COLLINS). Selon WILLIAMS (1940), d'après des observations faites en Angleterre, le nombre d'insectes attirés serait doublé par une hausse de 3° C du minimum de la température nocturne, ou par une augmentation d'environ 4° C de la température maximale précédente; il serait plus grand lorsqu'il y a moins de vent, et aussi quand la pression atmosphérique est plus élevée, mais il serait indépendant du degré hygrométrique.

Tous ces facteurs exercent certainement une influence sur l'activité de ces insectes, ou même sur leur émergence, plus qu'ils n'agissent sur leur phototropisme. Leur interdépendance rend aussi très difficile la détermination de celui qui aurait un rôle prépondérant. En laboratoire, un écart de 5 à 7° C, en général supérieur aux hausses de la température diurne enregistrées avant les nuits notées comme les plus favorables, n'a provoqué aucun changement bien marqué des réactions à la lumière de *Noctua pronuba*, et de quelques autres Noctuides. D'autre part, le vol des papillons de nuit vers les sources de lumière est encore observé en hiver ou en automne à des températures très basses, qui peuvent ne pas dépasser 5° C.

Le phototropisme positif des papillons de nuit, et des Noctuelles plus particulièrement, semble donc assez indépendant de la température, et peut-être de l'humidité. Par contre, les réactions à la lumière de certains autres insectes changent de sens sous l'effet d'une certaine variation de température, d'une amplitude de 12 à 15° C pour le Coléoptère Scolytide *Blastophagus piniperda* (PERTTUNEN, 1959), ou d'environ 20° C pour le Diptère *Eristalis tenax* (W. L. DOLLEY Jr. et J. D. WHITE, 1947, 1951 a, b).

B. — RÔLE DE LA LUMIÈRE DE LA LUNE

Pendant les périodes de pleine lune, en général au cours des 3 à 5 nuits qui la précèdent et qui la suivent, et avec un ciel clair ou même couvert, les lumières artificielles, généralement, n'attirent plus guère les insectes nocturnes, en particulier les papillons de nuit. La lumière de la lune restreint le nombre des captures dans les pièges lumineux, ainsi que WILLIAMS (1936) l'a bien mis en évidence dans une étude détaillée qui porte sur 18 cycles lunaires. Dans ce travail, il apparaît un étroit parallélisme entre la courbe du nombre des Noctuides pris chaque nuit, et les cycles lunaires : 3 à 4 fois moins de Noctuelles sont recueillies à chaque pleine lune. Cela peut provenir soit du fait que la lumière de la lune inhibe l'activité des papillons de nuit (de la même manière que la lumière du jour), ou atténue leur phototropisme, soit du fait qu'elle réduit l'efficacité des sources de lumière. Leur rayon d'attraction doit en effet diminuer à la pleine lune, puisqu'elles produisent alors, à une distance relativement plus courte, un éclairement supérieur au clair de lune.

WILLIAMS et SINGH (1951) croient prouver qu'il s'agit d'une inhibition par la lumière de la lune : ils utilisent un piège qui aspire les insectes et qui ne recourt donc pas au phototropisme. En effet, ce piège capture environ 5 fois plus d'insectes (mais surtout des Diptères) à la nouvelle qu'à la pleine lune, même lorsque le ciel est nuageux.

Plusieurs faits semblent montrer, au contraire, qu'il ne s'agirait pas d'une inhibition produite par la lumière de la lune :

1° Il est possible d'observer — par exemple à la lueur des phares des automobiles — que des lépidoptères nocturnes volent au clair de lune.

2° Au moment des pleines lunes, certaines lumières artificielles, comme les lampes à vapeur de mercure, continuent à provoquer le phototropisme des Noctuides, le nombre des individus attirés est seulement fortement diminué, mais non réduit à zéro.

3° Lorsqu'il y a une éclipse de lune, très peu de Noctuelles sont attirées avant et après elle, mais un plus grand nombre vient voler autour des sources de lumière dès que la lune est entièrement dans l'ombre, et tant qu'elle reste complètement masquée. J'ai observé ce phénomène à Saint-Michel-l'Observatoire, pendant l'éclipse du 7 au 8 octobre 1949, avec une lampe à incandescence de 150 watts. Le fait que les Noctuides ont été plus nombreux dès que la lune a été complètement éclipsée est assez démonstratif : s'ils étaient inhibés par la lumière de la pleine lune comme par la lumière du jour, ils n'auraient pu s'envoler instantanément pour venir voler aussitôt près de la source de lumière, car l'adaptation de leurs yeux à l'obscurité ne commence que 5 à 9 minutes après leur mise dans l'obscurité (BERNHARD et OTTOSON, 1960, 1961). En effet, d'après COLLINS (1934-1935), le phototropisme positif n'aurait lieu, du moins pour le *Carpocapse*, que lorsque les yeux composés sont adaptés à l'obscurité, la photo-inhibition provenant de leur adaptation à la lumière.

Il semble donc plus probable qu'il s'agit d'une perte d'efficacité des sources de lumière artificielle, provoquée par le clair de lune. Il paraît possible de résoudre la question en comparant par le calcul, puis expérimentalement, l'éclairement de la pleine lune avec celui que produit la lampe à vapeur de mercure « Philora » (Philips HPL de 125 watts), utilisée dans mes recherches pour attirer les Noctuides.

Première méthode. — D'après les mesures thermiques (PETTIT et NICHOLSON, *Astrophysical Journal*, 1928, 68, 308; *id.*, 1930, 70, 133), l'éclairement produit par la pleine lune au zénith du Mont Wilson (Californie) peut être évalué à $3 \cdot 10^{-3}$ W/m², soit environ $2,8 \cdot 10^{-3}$ W/m² au zénith de Saint-Michel-l'Observatoire. La fraction 0,24 de cet éclairement énergétique (soit $6,7 \cdot 10^{-4}$ W/m²) correspond à l'intervalle spectral 0,35-0,70 μ (FABRY, 1927, p. 125) si l'on assimile le rayonnement lunaire à celui d'un corps noir à 4 125° K (FABRY, 1927, p. 146). A la distance zénithale moyenne de la pleine lune en été (environ 57"), l'absorption atmosphérique réduit cette valeur à $6,0 \cdot 10^{-4}$ W/m².

Il faut évaluer, d'autre part, l'intensité énergétique de la lampe

Philora pour le rayonnement compris entre 0,35 et 0,70 μ . Le fabricant a donné, en watts, le flux rayonné par chaque raie du mercure et par le faible spectre continu. Par addition, on obtient 18,2 watts. L'intensité moyenne sphérique correspondante serait donc de $\frac{18,2}{4\pi} = 1,43$ watt/stéradian, mais d'après la forme de la lampe, l'intensité horizontale est nettement plus grande et un calcul approximatif montre qu'elle est sensiblement double. Ainsi, elle donnerait le même éclairement énergétique que la pleine lune, entre 0,35 et 0,70 μ , à la distance R, en mètres, telle que $\frac{2,86}{R^2} = 6 \cdot 10^{-4} \text{ W/m}^2$, soit $R = 70$ m environ.

Seconde méthode. — A sa distance zénithale moyenne d'été, la pleine lune produit à Saint-Michel-l'Observatoire l'éclairement 0,20 lux (1). Connaissant les facteurs de visibilité relative, pour l'œil humain, de GIBSON et TYNDALL (FABRY, 1927, p. 46) et le coefficient de visibilité pour la radiation de sensibilité maximale 621 lumens/watt (1), on obtient l'intensité lumineuse horizontale de la lampe, dont l'intensité énergétique est déjà connue pour chaque radiation : approximativement 770 candelas (1). Elle produit donc le même éclairement que la pleine lune à la distance $R = 60$ m environ.

Les deux méthodes conduisent à des résultats du même ordre de grandeur. Il est normal que la seconde, plus simple, donne une distance un peu plus petite, car elle ne tient pas compte de la forte raie 0,365 μ à laquelle l'œil humain est insensible. La première valeur est donc préférable.

La comparaison directe de la lune à peu près pleine avec la lampe Philora a été réalisée les 4 et 5 août 1963 (pleine lune le 5 à 9 h 31 m TU), au moyen de la cellule à couche d'arrêt utilisée dans ce travail.

Le 4 août à 21 h 40 m TU, la lune étant à la distance zénithale 68°, l'égalité des éclairements a été trouvée à la distance $R = 57$ m, et le 5 août, par ciel moins pur, à 21 h 30 TU (distance zénithale 71,5°), à la distance $R = 64$ m. Ces valeurs sont tout à fait de l'ordre de grandeur prévu par les calculs précédents.

D'après la courbe de la lumière lunaire en fonction de la phase (ROUGIER, 1933, Thèse, Strasbourg), l'éclairement est déjà réduit 5 fois, 5 jours avant ou après la pleine lune. La distance R pour laquelle il y a égalité avec l'éclairement de n'importe quelle lampe est donc alors multipliée par $\sqrt{5}$; dans le cas de la Philora, cette distance devient donc de l'ordre de 150 m.

D'après les mesures photographiques faites sur la lumière du ciel nocturne (J. DUFAY, Thèse, Paris, 1928) et sur la pleine lune (G. KUIPER, *Astroph. J.*, 1938, 88, 435), le ciel nocturne, en absence de lune, produirait, sur un plan horizontal, entre 0,350 et 0,500 μ , un éclairement

(1) 1 lux = 1 lumen par mètre carré. 1 lumen = flux rayonné dans un angle solide de 1 stéradian par une source d'intensité 1 candela ou bougie nouvelle.

environ 140 fois plus petit que la pleine lune à Saint-Michel-l'Observatoire en été. C'est à une distance d'environ 830 m qu'il y aurait alors égalité entre les éclairissements donnés par la lampe Philora et l'ensemble de la voûte céleste.

Si l'on admet que tous les Lépidoptères, et seulement ceux-ci, existant dans l'aire où la lampe produit un éclairissement supérieur à celui de la lune — ou du ciel nocturne — sont attirés, et que leur nombre est à peu près proportionnel à la surface du sol, celui des papillons capturés serait proportionnel à cette surface éclairée par la lampe.

Un piège lumineux quelconque devrait donc recueillir, à la pleine lune, environ 5 fois moins de Noctuides que 5 jours avant ou 5 jours après, si tous les autres facteurs influençant l'activité, l'émergence ou le phototropisme restaient constants.

Or, d'après WILLIAMS (1936), la somme des nombres de Noctuides pris chaque nuit d'un cycle lunaire est, à la pleine lune, 3 fois plus petite que 5 jours après, et est, 4 jours avant, environ 7,5 fois plus grande (après 18 cycles). Ces rapports sont du même ordre de grandeur que le rapport théorique qui vient d'être défini.

Si le même raisonnement était valable pour un ciel clair sans lune, le rayon d'action de toute source de lumière artificielle deviendrait 12 fois plus grand et environ 140 fois plus de papillons de nuit devraient être attirés, avec des conditions météorologiques aussi favorables. Ce rapport semble bien plus élevé que la réalité.

En fait, selon WILLIAMS, le maximum de captures dans un cycle lunaire n'est que de 10 à 40 fois, en Angleterre, le nombre des Noctuides pris à la pleine lune.

Ainsi qu'un certain nombre d'autres observations, la concordance de ces rapports réels avec ceux calculés d'après ces hypothèses assez plausibles (dans le cas de la lune), amène à conclure que les variations de rendement des pièges lumineux suivant les phases de la lune proviennent du fait que la lumière lunaire réduit le rayon d'action des sources artificielles.

Il ne semble donc pas que la lune inhibe l'activité des Lépidoptères nocturnes, ni atténue directement leur phototropisme.

II. — LE PHOTOTROPISME EXPÉRIMENTAL. MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1° Le matériel biologique.

1° **Récolte.** — Quelles que soient les espèces étudiées, tous les papillons expérimentés ont été capturés à l'état adulte, grâce à l'attraction d'une source de lumière. Celle-ci est placée derrière une fenêtre ouverte et est allumée constamment toutes les nuits, depuis le crépuscule jusqu'à une heure variable. J'ai employé dans ce but une lampe à vapeur de mercure Philips « Philora » HPL de 125 watts. Les insectes viennent se rassembler dans la pièce aménagée à cet effet, où se trouve

la lampe. Les Lépidoptères destinés aux expériences sont recueillis soit immédiatement, soit le lendemain, après avoir séjourné à l'obscurité le reste de la nuit ou une partie de la matinée.

2° Elevage en laboratoire. — Les papillons sont enfermés dans des cages de dimensions $80 \times 120 \times 90$ cm, ou $55 \times 90 \times 70$, ou encore $60 \times 40 \times 40$ cm, entièrement grillagées sur 3 ou 4 côtés et sur le dessus. Elles sont placées, le jour, à la lumière, mais constamment à l'abri du soleil. Les Noctuides sont nourris de miel, étendu dans des couvercles de boîtes de Pétri. De l'eau est également mise à leur disposition, de la même façon. Dans ces cages, aucun accouplement de *Noctua pronuba* ni de *Noctua fimbriata* n'a pu être observé.

Dans ces conditions, la survie des imagos est variable suivant les espèces. Celle de la majorité des individus de *Noctua pronuba* et de *Phlogophora meticulosa* est le plus souvent comprise entre 15 et 30 jours, ou même plus. Lorsque la température extérieure augmente, ce délai s'abaisse à 10 ou 15 jours au maximum, par exemple en juillet et en août.

Mais, d'une manière générale, j'ai été très circonspect vis-à-vis des Lépidoptères maintenus depuis longtemps en cage et hors de leur milieu naturel. J'ai réalisé les expériences sur les individus pris depuis moins de 15 jours. Les insectes conservés plus longtemps présentent souvent un net affaiblissement de leurs réactions aux stimulus lumineux.

2° Appareillage.

Les recherches ont été effectuées à la Station Entomologique du C. N. R. S. rattachée à l'Observatoire de Haute Provence, à Saint-Michel-l'Observatoire. Les expériences ont eu lieu dans un local aménagé en laboratoire à tropismes, dont les murs et le plafond sont peints en noir mat, de façon à éviter toute diffusion de lumière. Un chauffage électrique commandé par un thermostat permet d'y maintenir une température constante à $0,5^{\circ}$ C près, lorsque la température extérieure ne dépasse pas de beaucoup celle qui est désirée.

Pour l'étude de leurs réactions, les papillons sont placés à l'intérieur d'une cage de $60 \times 80 \times 50$ cm. Celle-ci est grillagée sur le dessus et sur deux côtés, vitrée sur deux autres, et entièrement peinte en noir mat sur ses montants et son plancher. Une petite porte s'ouvrant au milieu d'un des deux grands côtés permet l'introduction des insectes.

Des thermomètre et hygromètre enregistreurs sont posés au voisinage de la cage d'expérience, ils permettent de vérifier la constance de la température et du degré hygrométrique au cours des tests. La température est notée avant et après chaque série, d'après un thermomètre gradué posé sur le dessus de la cage.

J'ai toujours utilisé des faisceaux de lumière parallèles, cylindriques et traversant la cage horizontalement, soit à mi-hauteur, soit tangentiellement à son plancher. Un faisceau parallèle, ou presque, produit en effet le même éclaircissement sur tout son parcours et, de la sorte, l'insecte qui vient s'y placer serait, d'après RICHARD (Thèse, 1951, p. 509), stimulé seulement par la direction des rayons.

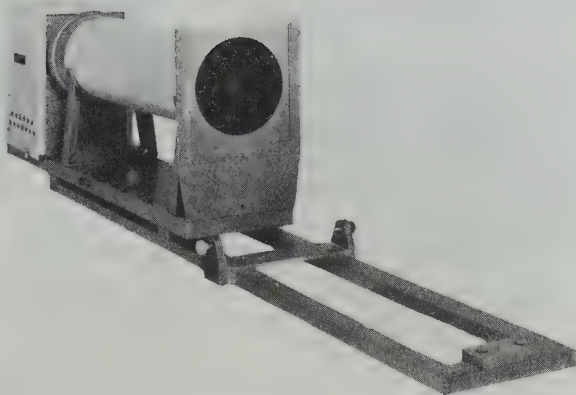


FIG. 1. — Projecteur à faisceau parallèle.

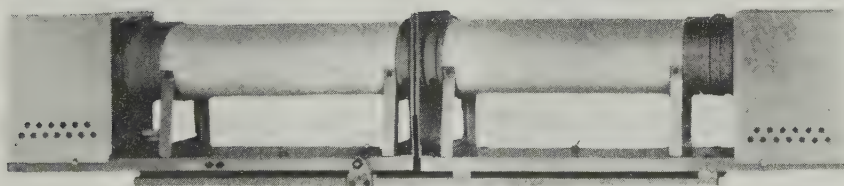


FIG. 2. — Disposition des deux projecteurs pour les mesures d'énergie.

Réalisation des faisceaux parallèles. — Les premières expériences en lumière blanche ou colorée (dans le spectre visible) ont été faites en plaçant la source lumineuse au foyer d'une lentille achromatique de 9 cm de diamètre et 30 cm de longueur focale, donnant un faisceau sensiblement parallèle de même diamètre. L'ensemble était contenu dans une boîte parallélépipédique en bois, noircie intérieurement, à 2,50 m de la cage.

Pour opérer dans l'ultraviolet, il est nécessaire de remplacer la lentille de verre par un dispositif à miroirs aluminisés, dont le facteur de réflexion est à peu près indépendant de la longueur d'onde, et qui présente en outre l'avantage d'être rigoureusement achromatique. J'ai réalisé dans ce but un petit télescope du type Cassegrain, qui fonctionne à l'envers (fig. 1). La source S, placée dans le fond de l'instrument, envoie par le trou central du miroir M un faisceau qui

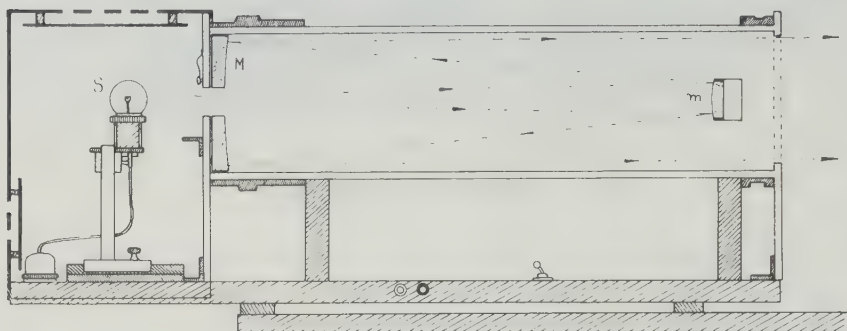


FIG. 1. — Projecteur à faisceau parallèle.

S, source; M, miroir concave; m, miroir convexe. Echelle 1/15.

se réfléchit d'abord sur le petit miroir convexe m et est ensuite rendu parallèle par réflexion sur M. L'optique comporte un miroir concave de 20 cm de diamètre, qui était diaphragmé pour donner un faisceau de même section que l'appareil à lentille.

Cet appareillage improvisé ayant donné satisfaction, j'ai fait construire un dispositif analogue d'un emploi plus commode (fig. 1 et Pl. II), qui a été utilisé dans toutes les expériences ultérieures, aussi bien en lumière blanche qu'en lumières monochromatiques, y compris l'ultraviolet. L'optique comprend un miroir concave (parabolique) de 12 cm de diamètre, percé en son centre, et un miroir convexe (hyperbolique) de 4 cm de diamètre. Elle est contenue dans un tube noirci intérieurement, de 50 cm de longueur et 12,5 cm de diamètre. La source se trouve dans un coffrage métallique de dimensions internes $15 \times 17 \times 23$ cm, intérieurement peint en noir mat et comportant des chicanes d'aération. Une glissière horizontale, munie d'une vis de blocage, permet de déplacer la lampe longitudinalement et transversalement pour la mettre au foyer. Son réglage en hauteur est obtenu par

coulissage du porte-lampe le long d'une tige verticale, avec vis de blocage.

La paroi intérieure du coffrage métallique, du côté du miroir concave, est percée d'une ouverture circulaire de 24 mm de diamètre, centrée sur le trou du miroir. Derrière ces deux ouvertures peuvent être placés, sur un rebord aménagé à cet effet, soit une cuve à eau, soit des filtres de verre de 4×4 cm.

Deux appareils identiques ont été construits ainsi; le second est en effet indispensable, comme on le verra plus loin, pour procéder aux mesures de l'énergie transportée par les faisceaux colorés. Il peut également servir de second projecteur à faisceau parallèle, en mettant une lampe à son foyer. De la sorte, il est possible de soumettre les Noctuelles à deux faisceaux semblables de même diamètre, et différents l'un de l'autre par un seul caractère (soit longueur d'onde, soit plan de vibration pour la lumière polarisée, soit fréquence pour la lumière intermittente).

Sources de lumière. — En lumière blanche, et pour toutes les longueurs d'onde du visible (ainsi que pour le proche infrarouge), la source utilisée est toujours une lampe à incandescence à atmosphère gazeuse et filament de tungstène très ramassé, consommant 40 watts sous une tension de 6 volts (lampe d'éclairage de microscope). Sa température de couleur, mesurée avec un pyromètre à disparition de filament, est, dans ces conditions, voisine de $2\,270^\circ$ K. Dans tous les cas, sauf exception indiquée, elle est alimentée au moyen d'un transformateur, sur le secteur alternatif de 50 cycles par seconde.

Pour l'ultraviolet, la source employée est une lampe à vapeur de mercure Philips du type « Philora », HPL de 125 watts, fonctionnant sur le secteur alternatif de 220 volts, avec une self en série.

Filtres colorés. — Pour isoler diverses régions du spectre visible, je me suis servi de filtres Ilford dont chacun ne laisse passer qu'un intervalle de longueurs d'onde bien défini et assez étroit : bleu : 400 à 500 m μ ; vert : 500 à 550 m μ ; jaune : 550 à 600 m μ ; rouge : 600 à 700 m μ , et orange : 560 à 630 m μ . Ils sont placés à la sortie du projecteur, grâce à des glissières aménagées à cet effet. Leurs courbes de transmission ont été tracées point par point au moyen d'un spectromètre photo-électrique Unicam, et sont reproduites figure 2.

Ces filtres sont transparents dans le proche infrarouge. Il est donc nécessaire (surtout pour évaluer l'énergie transmise) d'arrêter les longueurs d'onde supérieures à 1 μ au moyen d'une cuve à eau en silice fondue, placée entre la source de lumière et le miroir concave, et celles comprises entre 700 et 1 000 m μ avec un filtre interférentiel Calflex, transparent seulement de 400 à 700 m μ , disposé contre la cuve à eau.

Une gélatine Ilford 207, transparente à partir de 700 m μ , a permis d'isoler les radiations du proche infrarouge. Celles du proche ultra-

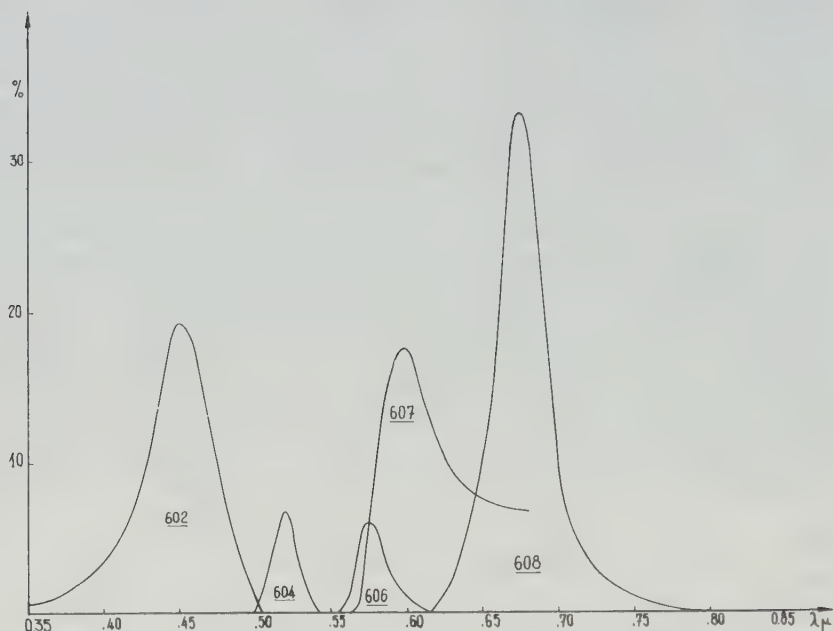


FIG. 2. — Courbes de transmission des filtres colorés utilisés.
Longueurs d'ondes en abscisses, facteurs de transmission en ordonnées.
602 : bleu; 604 : vert; 606 : jaune; 607 : orange; 608 : rouge.

violet (365 mμ) l'ont été grâce à un verre de Schott U G 2, transparent de 350 à 400 mμ, et aussi dans le proche infrarouge (éliminé alors avec la cuve à eau).

Graduation des éclaircissements. — L'éclaircissement du faisceau peut être modifié, quelle que soit la longueur d'onde, dans le rapport de 1 à 10 000, par l'interposition d'une série de gélamines « neutres ». Les courbes représentant les variations de leurs densités optiques (1) en fonction de la longueur d'onde ont été tracées, pour chaque combinaison effectivement utilisée (afin d'éviter les erreurs pouvant provenir de la lumière réfléchie entre les faces de gélamine superposées), avec le spectromètre Unicam (fig. 3).

Leurs densités optiques varient très peu, de 450 à 700 mμ. Elles augmentent vers l'ultraviolet et diminuent vers l'infrarouge. En lumière colorée, ce sont toujours les densités effectivement mesurées dans chaque région spectrale qui ont été utilisées.

Dans certains cas, il a été nécessaire de faire varier entre 5,9 et 8,5 volts la tension aux bornes de la lampe à incandescence. Les variations de l'intensité lumineuse qui en résultent ont été mesurées. Quant

(1) Si T est le facteur de transmission d'un filtre (compris entre 0 et 1), sa densité optique est, par définition, $D = -\text{Log. } T$. Ainsi, un filtre, dont le facteur de transmission est 0,1, a pour densité optique 1, etc.

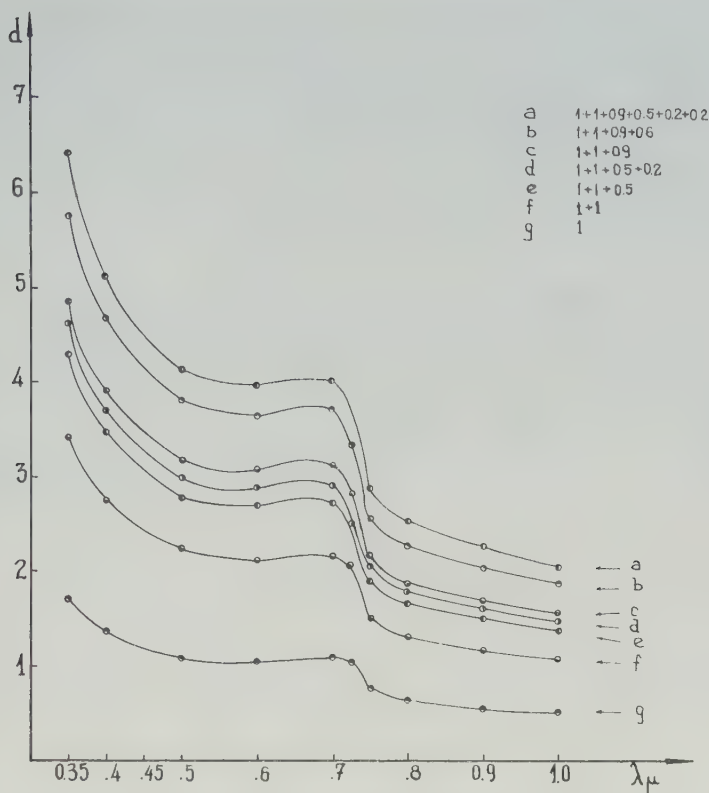


FIG. 3. — Densités optiques des différentes combinaisons de gélatines « neutres » utilisées. Longueurs d'ondes en abscisses, densités en ordonnées.

à la modification de la température de couleur, provoquée par le sur-voltage, elle est sans effet à l'intérieur des bandes étroites obtenues avec les filtres colorés.

Lumières intermittentes. — L'appareillage employé pour étudier l'influence de la modulation de la lumière sera décrit plus loin.

3° Mesures photométriques.

1° En lumière blanche. L'éclairement obtenu en lumière blanche sur la face d'entrée de la cage d'expérience est mesuré en lux, par comparaison à celui que produit, à distance connue, une lampe étalon de 10 Candelas du Laboratoire Central d'Electricité. L'appareil récepteur utilisé est une cellule photorésistante à couche d'arrêt, de sensibilité spectrale voisine de celle de l'œil, reliée à un galvanomètre sensible.

Les éclairagements, réalisés avec les trois dispositifs de projection précédemment décrits, ont été comparés entre eux, avec la même source lumineuse et dans le même domaine spectral, à l'aide de cette cellule photo-électrique. Cela a permis de ramener toutes les observations à une commune mesure. La comparaison des éclairagements énergétiques donnés par les trois dispositifs en lumière colorée a été faite de la même manière, en substituant une pile thermo-électrique à la cellule.

2° **En lumières colorées.** — La comparaison des énergies transportées par deux faisceaux de longueur d'onde différente ne peut être réalisée qu'au moyen d'un récepteur thermique. Elle a donc été faite grâce à une pile thermo-électrique dans le vide (pile de Schwarz) associée à un galvanomètre à faible résistance.

La pile est placée au foyer du second projecteur à faisceau parallèle et reçoit celui émis par le premier. Grâce à des rails prévus à cet effet, les deux appareils s'adaptent face à face et trois vis de réglage permettent de faire coïncider leurs axes optiques (Pl. II, fig. 2).

Pour opérer à énergie égale avec différentes longueurs d'onde, il suffit de placer des gélatines « neutres » de densité optique connue sur le trajet du faisceau parallèle, de manière à obtenir la même déviation du galvanomètre. L'égalité des éclairagements énergétiques est ainsi réalisée à moins de 10 % près, ce qui constitue une approximation suffisante. Il s'est d'ailleurs trouvé que les filtres employés pour le jaune et le vert donnaient, avec la lampe à incandescence, des éclairagements énergétiques égaux sans l'addition de gélatine neutre. Ces mesures exigent naturellement l'élimination complète du rayonnement infrarouge, avec le filtre interférentiel Calflex et la cuve à eau.

3° **Passage des grandeurs photométriques visuelles aux grandeurs énergétiques.** — La mesure en valeur absolue (watt par mètre carré) des éclairagements énergétiques relatifs à différentes couleurs est une opération physique délicate, exigeant l'emploi d'un corps noir à température connue ou, au moins, d'une source étalonnée par rapport à un corps noir. Ne disposant pas de tels moyens, j'ai procédé d'une manière plus indirecte et certainement moins précise.

La consommation spécifique d'une lampe à filament de tungstène à atmosphère gazeuse, d'une puissance de l'ordre de 40 watts, est très sensiblement 0,1 watt par lumen (FABRY, 1927, p. 142). Ainsi, à l'éclairage 70 lux (= 70 lumens par m²) en lumière blanche, correspond pour le rayonnement total de la lampe, de l'ultraviolet à l'infrarouge, un éclairage énergétique de 7 W/m².

La pile thermo-électrique permet de comparer aisément l'éclairage énergétique donné par chaque bande spectrale, à l'éclairage mesuré en lumière blanche. En réduisant ce dernier dans un rapport connu, par l'interposition de gélatines neutres, j'ai cherché à obtenir la même déviation du galvanomètre en concentrant successivement sur

la pile le faisceau de lumière colorée et celui de lumière blanche. Si, pour avoir ce résultat, on doit par exemple affaiblir dix fois le faisceau de lumière blanche donnant un éclaircissement de 70 lux (ou 7 W/m²), l'éclaircissement énergétique produit par le faisceau coloré peut être évalué à 0,7 W/m².

En valeur relative, les éclaircissements énergétiques mesurés ainsi en diverses couleurs sont certainement corrects. En valeur absolue (W/m²), l'approximation obtenue est peut-être assez grossière, mais elle est suffisante pour donner un ordre de grandeur acceptable.

Dans la suite de ce travail, j'exprimerai donc toujours en *lux* (unité définie seulement en lumière blanche) les éclaircissements mesurés directement en lumière blanche, en *watt par mètre carré* (W/m²) les éclaircissements énergétiques évalués en lumière colorée. Pour obtenir en W/m² les éclaircissements en lumière blanche, il suffit de diviser par 10 les valeurs données en lux.

4° *Expérimentation.*

J'ai toujours pris la précaution de n'éprouver que des Noctuelles capturées depuis moins de 15 jours au maximum, et ayant séjourné au moins 24 heures en cage : toute éventuelle perturbation provoquée par le rayonnement ultraviolet de la lampe à vapeur de mercure qui a servi à les attirer, peut être ainsi évitée.

Avant d'être expérimenté, chaque individu est placé isolément un certain temps dans une boîte de 8 × 5 × 3 cm, à l'obscurité complète et à une température de 20 à 22° C. Comme on le verra, il est en effet nécessaire de soumettre les insectes à une période d'obscurité préalable, dont la durée est déterminante. Il est ensuite mis dans la cage d'expérience, toujours au même endroit autant que possible. Tout autre stimulus que la lumière expérimentée est alors soigneusement évité : en particulier le dépôt dans la cage doit être fait sans choc, ni ébranlement, ni vibration.

Le comportement du papillon éprouvé est observé directement. Lorsqu'il reste immobile, le test n'est pas prolongé au delà de 6 minutes, car, lorsqu'il réagit, il le fait presque toujours au cours des six premières minutes. Chaque individu n'est testé qu'une seule fois dans la même journée et est, aussitôt après, replacé dans une cage d'élevage.

Toutes les expériences sont faites à une température constante (toujours entre 19 et 25° C) et au même moment de la journée (début de chaque série de tests entre 16 et 18 heures).

Les suppressions d'organes par vernissage (ocelles et yeux composés) ont été faites sous la loupe binoculaire, le matin même de la première expérimentation des insectes ainsi traités, ou la veille (ablation des antennes). Ces derniers sont donc restés au repos, après ces opérations,

au moins pendant le temps d'obscurité nécessaire avant chaque test (soit 5 heures en général).

Je décrirai plus en détail d'autres méthodes d'expérimentation ultérieurement, chaque fois que ce sera nécessaire.

5° *Caractères mesurés.*

Dès les premières expériences, on s'aperçoit que les individus d'une espèce, placés dans des conditions identiques, ne réagissent pas tous d'une manière semblable sous l'influence du même stimulus lumineux. Il existe une variation individuelle du comportement, dont l'ampleur peut être très importante (voir plus loin) : certains s'envolent immédiatement vers la lumière, d'autres, au contraire, restent immobiles, sans réflexe. Tous les intermédiaires entre ces deux cas extrêmes peuvent être observés. Une telle variation, qui porte à la fois sur le genre de réaction et sur le temps qui la précède, oblige à pratiquer de nombreux tests individuels pour obtenir, à partir de ceux-ci, une moyenne et une fréquence. Il est donc nécessaire, pour comparer l'influence différente des divers facteurs entrant en jeu, de caractériser numériquement les résultats de chaque expérience individuelle.

Avec des insectes ailés, comme les Noctuides, dont les déplacements dans la cage d'expérience ont lieu le plus souvent au vol, donc dans trois dimensions, il ne paraît guère possible d'enregistrer ces derniers, sans utiliser des techniques qui viendraient troubler le comportement photocinétique étudié. Par exemple, j'ai envisagé la possibilité de faire des doubles photographies qui donneraient la projection, dans deux plans perpendiculaires, des déplacements de la Noctuelle dans l'espace, et qui permettraient de reconstituer sa trajectoire. Mais cela nécessiterait une source de lumière qui risquerait de perturber la réaction phototaxique à un stimulus lumineux donné (1).

Afin d'obtenir l'enregistrement des déplacements d'insectes ailés, certains auteurs ont eu recours à l'artifice consistant à les limiter dans deux dimensions, dans un plan : ils ont placé l'insecte entre deux parois suffisamment rapprochées — ou même dans des cylindres plus ou moins étroits. C'est ce qu'a fait MEDIONI (Thèse, 1961), en utilisant pour la *Drosophile*, l'appareillage en tube de Viaud, et celui « pour la mesure de la précision de l'orientation axiale phototropique ». Une telle méthode risque de fausser le comportement à étudier : le déplacement de l'insecte éprouvé peut ne pas être la conséquence de la photocinèse seule; sa phototaxie peut aussi n'être qu'apparente, car son orientation est plus ou moins forcée par les parois qui l'enferment, en particulier dans les appareillages en tube. D'autre part, au stimulus lumineux, peuvent s'ajouter des stimulus tactiles ou de contact, contre

(1) La photographie en infrarouge pourrait à ce moment être utilisée, ce rayonnement n'attirant pas les Noctuides.

les parois des appareils. Comme les Noctuides présentent parfois un certain thigmotactisme, il n'est pas possible de les expérimenter de cette façon.

Pour toutes ces raisons, ces méthodes d'enregistrement des déplacements ne m'ont pas paru pouvoir s'adapter à l'étude du phototropisme des Noctuides. Il est donc nécessaire de procéder à l'observation directe du comportement individuel de ces Lépidoptères, vis-à-vis de la lumière. J'ai dû caractériser leurs réactions phototaxiques autrement que par les traces des déplacements et par les parcours effectués.

Taux de réaction. — Après un nombre assez élevé d'expériences semblables, il est possible d'établir la proportion du nombre des individus ayant eu une réaction phototaxique positive, par rapport au nombre total des individus éprouvés, c'est-à-dire des tests positifs par rapport au nombre total des tests. C'est ce que j'appellerai le *taux de réaction*.

Temps de latence. — J'ai chronométré chaque fois le temps qui s'écoule depuis l'instant où chaque Noctuelle est placée dans la cage, jusqu'au moment où elle s'envole, ou atteint la plage lumineuse formée par le faisceau parallèle sur la paroi vitrée ou grillagée : c'est la somme de la *période de latence* et du temps de déplacement. Mais ce dernier est le plus souvent très bref, lorsque la Noctuelle vole, et sa durée est donc négligeable par rapport à la période de latence proprement dite, entre le lâcher et la première réaction du papillon.

La moyenne des périodes de latence mesurées ainsi dans une série de tests identiques est ensuite calculée. Pour cela, celles présentant un trop grand écart avec la plupart d'entre elles — en fait celles supérieures ou égales à 240 secondes — sont éliminées dans la plupart des cas : ces temps sont le plus fréquemment ceux de Noctuelles blessées, ou qui meurent quelques jours après. Les valeurs moyennes données par la suite correspondent, sauf exception indiquée, aux sommes des temps de latence et de déplacement, mais elles seront toujours citées comme étant le *temps de latence moyen* (ou la période de latence moyenne), ce qui revient pratiquement au même.

6° *Constance des facteurs ambiants.*

Les observations faites sur le phototropisme naturel montrent que la réaction phototropique des Noctuides reste positive à des températures très différentes, et qu'elle semble indépendante du degré hygrométrique. Mais en laboratoire, les caractères mesurés : fréquence des réponses positives et période de latence, peuvent dépendre de la température ou d'autres facteurs physiques extérieurs.

Il est donc nécessaire de maintenir ces derniers aussi constants que possible pour étudier l'influence des caractéristiques du stimulus lumi-

neux, ou l'action des « facteurs internes » sur les réactions phototropiques.

Dans le laboratoire à tropismes où ont été conduites les expériences, la température reste constante au cours d'une même série de tests identiques. D'une série à une autre, quelques variations n'ont pu être évitées, mais elles n'ont pas dépassé une amplitude de 6° C (entre 19° au minimum et 25° au maximum). Elles ne paraissent pas avoir provoqué de modifications appréciables du comportement des Noctuides éprouvés. En particulier, la période de latence moyenne ne change pratiquement pas quand la température monte de 20 à 25° C. La plupart des expériences ont été faites à une température de 20 à 22° C.

Le degré hygrométrique à proximité de la cage d'expérience reste à peu près constant pendant tous les tests et est toujours compris entre 50 et 70 %.

7° Analyse statistique des résultats.

Le nombre d'expériences identiques dépendant étroitement du nombre disponible de papillons de la même espèce, il n'a pas été souvent possible de pratiquer de longues séries des mêmes tests (rarement plus de 50), en vue d'obtenir le taux de réaction et le temps de latence correspondants. Ce nombre étant limité par celui des Noctuides en cage d'élevage, chaque fois 20, 25 ou 30 individus au plus ont été soumis à la suite au même stimulus lumineux. Il s'est trouvé que le calcul du taux de réaction et du temps de latence moyen a abouti aux mêmes valeurs quand il a été fait après les 10, 15 ou 20 premiers tests semblables.

La précision de ces résultats sera estimée par application des méthodes suivantes.

Intervalle de confiance. — 1° Lorsqu'il s'agit de déterminer la *valeur moyenne* d'une grandeur à partir d'un certain nombre de mesures, on montre que la valeur moyenne exacte, mais inconnue est comprise dans un intervalle dont les limites sont données, à un niveau de probabilité de 90 %, par :

$$\bar{m} - 1,64 \frac{s}{\sqrt{n}} \text{ et } \bar{m} + 1,64 \frac{s}{\sqrt{n}}$$

où $\bar{m}$ est la valeur moyenne des mesures effectuées, n le nombre de celles-ci, et s leur écart type. Celui-ci est donné par la formule :

$$s^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{m})^2}{n - 1}$$

où x_i est le résultat de la i ème mesure.

Il suffit alors de calculer $\frac{s}{\sqrt{n}}$ par la formule :

$$\frac{s}{\sqrt{n}} = \sqrt{\frac{\frac{\sum x_i^2}{n} - \bar{m}^2}{n-1}}$$

2° Le principe est le même pour déterminer une *fréquence* à partir d'un certain nombre de mesures. On peut alors utiliser des abaqués donnant les limites de l'intervalle dans lequel la fréquence exacte inconnue est située, avec une probabilité de 90 chances sur 100 (MORICE et CHARTIER, *Analyse Statistique*, Imprimerie Nationale, 1954, p. 533).

Rapport de corrélation entre deux grandeurs. — Les relations pouvant exister entre deux variables différentes — temps de latence et éclaircissement par exemple — n'étant quelquefois pas évidentes, le problème de leur existence a été également traité par des méthodes statistiques. Le rapport de corrélation entre deux variables a été calculé, pour cela, de la manière suivante. Soit, par exemple, x l'éclaircissement, y le temps de latence, le rapport de corrélation $r_{y/x}$ est donné, d'après PEARSON, par :

$$r_{y/x}^2 = 1 - \frac{\sum \sum (y - \bar{y}_x)^2}{\sum \sum (y - \bar{y})^2},$$

où $\bar{y} = \frac{1}{n} \sum \sum y$ est la moyenne marginale et $\bar{y}_x = \frac{1}{n_x} \sum y$ est la moyenne conditionnelle.

D'un emploi plus général que les autres coefficients de corrélation, ce rapport est notamment utilisable lorsque la relation entre x et y n'est pas linéaire. En outre, cette méthode statistique demande un découpage de la variable x en peu de classes contenant beaucoup d'observations y , ce qui convient bien aux données expérimentales. La méthode de calcul suivie est celle indiquée dans l'*Analyse Statistique* de MORICE et CHARTIER (p. 344 et suivantes). Pour préciser la signification du rapport $r_{y/x}$ obtenu ainsi, on a appliqué le test en F de FISCHER-SNEDECOR (MORICE et CHARTIER, p. 348 et p. 543).

CHAPITRE PREMIER

LE COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE EXPÉRIMENTAL

1° La réaction au stimulus lumineux.

Lorsqu'une Noctuelle est introduite dans la cage d'expérience que traverse longitudinalement le faisceau de lumière parallèle, horizontal, de 9 cm de diamètre, elle reste d'abord immobile pendant un certain temps — la période de latence —, puis elle réagit au stimulus lumineux.

Le plus souvent, elle s'envole depuis l'endroit où elle a été déposée et se dirige, au vol, droit vers la source de lumière, soit dans le faisceau lumineux, soit hors de celui-ci. Elle atteint ainsi la plage lumineuse formée sur la paroi de la cage. Elle vole alors sur place contre la tache de lumière, ou bien se pose et s'immobilise dessus.

Il est aisé de vérifier qu'il s'agit bien d'un déplacement orienté par la lumière. Si la cage est placée sur un support rotatif, il est possible en la faisant tourner de déplacer le long de ses parois la plage lumineuse. La Noctuelle suit alors celle-ci, le plus souvent au vol, quelquefois sans voler, et reste ainsi toujours dans la zone éclairée.

Mais cette très nette réaction phototropique positive n'est pas commune à tous les individus éprouvés au cours d'une série de tests identiques.

2° Variations individuelles du comportement.

En effet, si la majorité des Noctuelles montre une réponse analogue, conforme à la description précédente, d'autres réagissent différemment.

a) Certaines s'envolent sans se diriger vers la lumière, puis décrivent en vol des parcours plus ou moins complexes. Après un certain temps, elles vont ensuite se poser à l'obscurité dans la cage ou contre la partie éclairée de ses parois. En ce dernier cas, le test est considéré comme positif (catégorie 3 de la figure 4).

b) Quelques-unes volent dans le faisceau de lumière, puis s'en écartent pour aller ensuite à l'obscurité; le test n'est alors compté comme positif, que si le papillon a suivi le faisceau vers la source, sur la plus grande partie de sa longueur (catégorie 4 de la figure 4).

c) D'autres Noctuelles s'envolent et vont directement s'immobiliser à l'obscurité, elles ne montrent donc aucune réaction phototropique (fig. 4, catégorie 5).

d) Enfin, un certain nombre de papillons reste toujours sans réagir, immobiles, aussi longtemps que l'on prolonge l'expérience (fig. 4, catégorie 6).

Cette variabilité peut être représentée par un diagramme, en portant

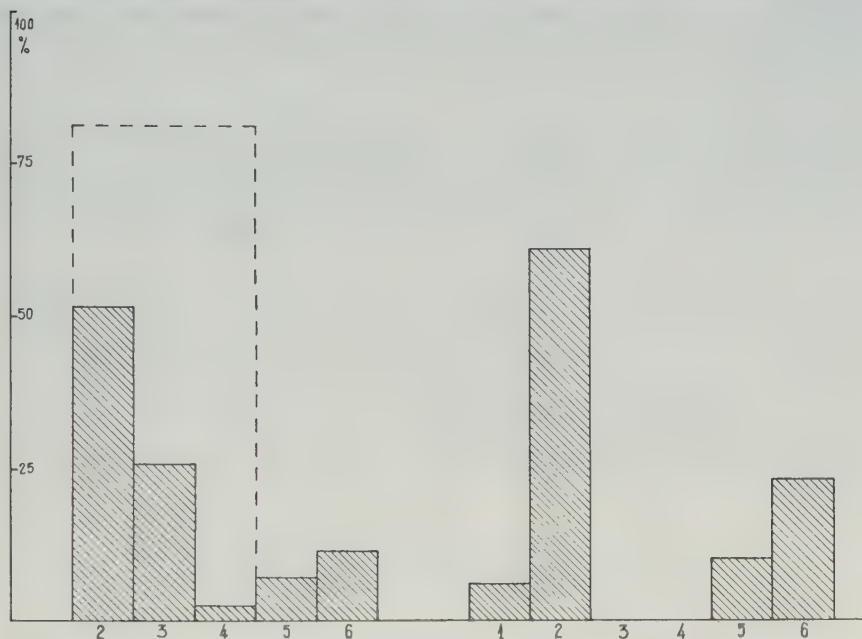


FIG. 4. — Variation individuelle des réactions de 70 *Noctua pronuba* soumis à une lumière blanche diffusée (0,56 lux dans le faisceau). 2, réaction phototaxique positive directe; 3, *id.*, mais après divers vols; 4, *id.*, après vol dans le faisceau; 5, non photostimulés (vont à l'obscurité); 6, sans réaction.

FIG. 6. — Variation individuelle des réactions de 134 *Noctua pronuba* soumis à une lumière blanche directe (0,1 à 5,7 lux). 1, réactions phototaxiques « négatives »; 2, réactions phototaxiques positives; 5, non photostimulés (vont à l'obscurité); 6, sans réaction.

en abscisses chacune des catégories de réactions citées, et en ordonnées la fréquence correspondante. La figure 4 est établie ainsi, d'après le comportement de 70 individus de *Noctua pronuba* soumis à un faisceau de lumière blanche produisant un éclaircissement de 0,56 lux. Dans ce cas, 50 % environ des individus ont subi une photostimulation directe (colonne 2), près de 30 % ont été attirés par la lumière après des vols dans le faisceau (colonne 4) ou hors de celui-ci (colonne 3), 7 % se sont posés à l'obscurité (colonne 5) et 11 % sont restés immobiles (colonne 6).

D'autre part, d'une expérience à une autre, faite à un jour d'intervalle, la réaction d'un même individu peut changer : celui qui est resté sans se déplacer un jour peut, le lendemain, sous le même stimulus lumineux, réagir à la lumière et présenter une réaction phototaxique directe. L'inverse est également observé. Mais, le plus souvent, j'ai remarqué une certaine constance individuelle du comportement des papillons non attirés par la lumière : les mêmes individus, d'une expérience à une autre, séparées par 24 heures, et avec des lumières dissemblables, restent indifférents, ne se déplacent pas ou vont dans l'obscurité.

Variation du temps de latence. — La durée de la période de latence varie également d'un individu à l'autre. Elle peut être nulle quand l'insecte s'envole dès qu'il est introduit dans la cage, ou peut atteindre 5 ou 6 minutes au maximum. Tous les intermédiaires existent entre ces extrêmes.

La figure 5 représente cette variation, dans le cas précité, avec en abscisses les périodes de latence par classes de 30 secondes, 1 minute et 2 minutes. Elle montre que la majorité des périodes de latence est inférieure à 120 s (avec une plus grande proportion entre 60 et 90 s) et que, plus elles sont longues, moins elles sont fréquentes. Par classes de 30 s, elles se distribuent à peu près également au-delà de 210 s.

3° Comparaison de l'action de la lumière directe et de la lumière diffusée.

La réaction phototropique n'est pas exactement la même sous l'influence d'une lumière directe ou diffusée, c'est-à-dire quand la Noctuelle est placée dans le faisceau lumineux ou en dehors.

1° Lumière diffusée. — Le faisceau lumineux traverse la cage horizontalement à mi-hauteur, suivant son axe de symétrie longitudinal. Les papillons éprouvés sont déposés sur le fond de la cage, approximativement en son centre.

Les insectes ne reçoivent, dans ce cas, que la lumière diffusée par les parois vitrées ou grillagées de la cage, donc par deux plages brillantes, circulaires, de 9 cm de diamètre. Leurs réactions sont celles qui viennent d'être énumérées. Les Noctuides sont alors stimulés seulement par le gradient d'éclairement qui existe à l'intérieur de la cage. Ils s'envolent à peu près indifféremment vers l'une ou l'autre des deux parois éclairées. La réaction est positive dans les deux cas, car, chaque fois, ils vont d'un endroit moins éclairé vers une lumière plus intense.

2° Lumière directe. — Le projecteur est disposé de telle sorte que le faisceau parallèle affleure le plancher de la cage, où il forme une

raie de lumière. Les Noctuelles sont placées sur celle-ci, dans le faisceau.

Leurs réactions sont alors assez semblables à celles décrites précédemment, mais elles sont quelquefois plus complexes. Parfois les papillons ne s'envolent pas, mais marchent le long des rayons lumineux, soit vers la lampe, soit vers le côté opposé.

Si l'insecte est orienté les yeux vers la source, il est stimulé soit par la direction des rayons, soit par la vision directe du filament de la lampe qui forme un point bien plus brillant à l'intérieur du faisceau.

Mais s'il est déposé dans l'autre sens (la tête du côté opposé à la source, donc dans le sens des rayons), on n'observe pas, le plus souvent, une tendance du Noctuide à se retourner vers la lumière (« signe primaire positif » de VIAUD). S'il se met en mouvement et reste dans la zone éclairée, il se déplace alors dans le sens des rayons, en suivant la raie lumineuse sur le plancher de la cage. Il paraît alors stimulé par la lumière réfléchiée par celui-ci. Il ne se retourne vers la source que s'il rencontre un obstacle, comme la paroi de la cage. A ce moment, il devient le plus fréquemment phototaxique positif.

Après 134 tests individuels réalisés en lumière directe, blanche, avec des éclairagements échelonnés de 0,1 à 5,7 lux, la proportion des réactions phototropiques positives de *Noctua pronuba* est de 61 %, celle des « négatives » seulement de 6 % (catégorie 1 de la figure 6); 10 % des papillons sortent du faisceau pour aller à l'obscurité (fig. 6, colonne 5)

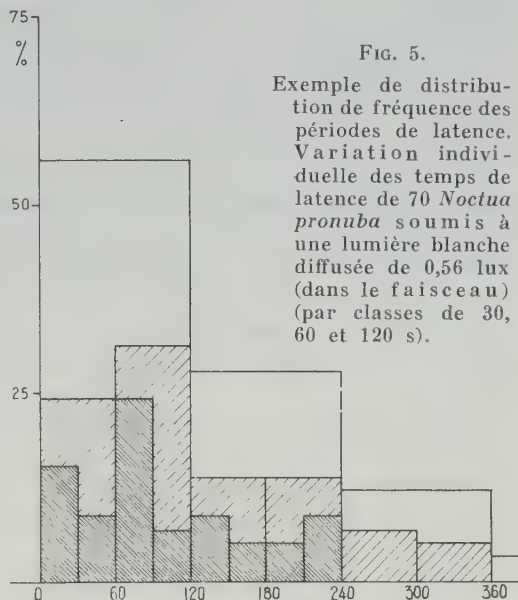


FIG. 5.

Exemple de distribution de fréquence des périodes de latence. Variation individuelle des temps de latence de 70 *Noctua pronuba* soumis à une lumière blanche diffusée de 0,56 lux (dans le faisceau) (par classes de 30, 60 et 120 s).

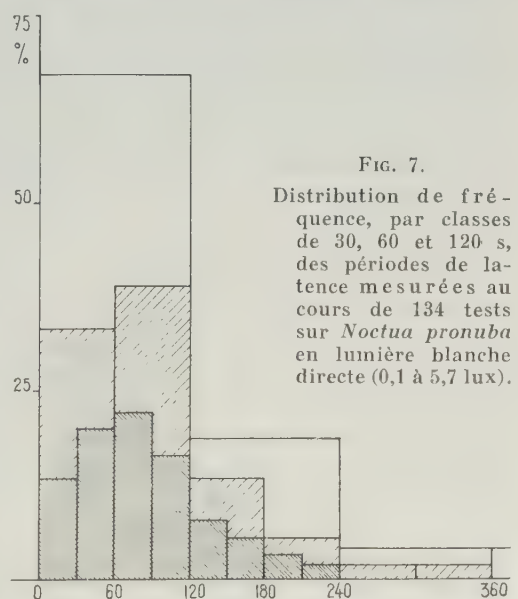


FIG. 7.

Distribution de fréquence, par classes de 30, 60 et 120 s, des périodes de latence mesurées au cours de 134 tests sur *Noctua pronuba* en lumière blanche directe (0,1 à 5,7 lux).

et 23 % des Noctuelles restent immobiles sans réagir (fig. 6 colonne 6).

La vitesse du déplacement des insectes qui marchent le long de la lumière est assez grande, mais ne varie sensiblement pas suivant l'éclairement.

3° **Comparaison des deux.** — Il apparaît nettement que la lumière directe stimule une plus faible proportion des individus expérimentés. En effet, le pourcentage des papillons non attirés est bien plus petit avec une lumière diffusée (18 % au lieu de 33 %). L'éclairement produit à l'endroit où ils sont déposés a été évalué au moyen d'une cellule photo-électrique, il est environ 350 fois plus faible que celui mesuré dans le faisceau. On a vu, avec un éclairement de 0,56 lux, soit $1,6 \cdot 10^{-3}$ lux au point où est placée la Noctuelle, que 11 % des *Noctua pronuba* ne réagissaient pas (au lieu de 23 % en lumière directe) et que 80 % avaient une réaction phototaxique positive (au lieu de 60 %) (fig. 4 et 6).

Les périodes de latence sont en général plus brèves en lumière directe qu'en lumière diffusée. La figure 7 représente leurs distributions de fréquences par classes de 30, 60 et 120 secondes dans le cas de la lumière directe, elles sont alors plus souvent inférieures à 120 secondes (fig. 5 et 7).

Dans le tableau I, établi pour deux espèces, sont portés les taux de réaction et les temps de latence moyens, obtenus en lumière directe et en lumière diffusée avec le même stimulus lumineux (donc avec un éclairement environ 350 fois plus faible en lumière diffusée). Il montre qu'en lumières blanche et ultraviolette, pour les deux *Noctua*, les taux de réaction sont plus petits sous l'effet de la lumière directe, mais, par contre, que les temps de latence sont plus brefs en lumière directe dans trois des quatre cas considérés, et plus long dans un seul.

TABLEAU I. — COMPARAISON DE L'ACTION DE LA LUMIÈRE DIFFUSÉE ET DE LA LUMIÈRE DIRECTE

		LUMIÈRE DIFFUSÉE	LUMIÈRE DIRECTE
<i>Noctua pronuba.</i>	} Lumière blanche.	80 % (62-92)	52 % (35-69)
		98 s (66-130)	62 s (40-84)
	} Proche ultraviolet.	74 % (53-89)	55 % (35-75)
		86 s (63-109)	101 s (61-141)
<i>Noctua fimbriata.</i>	} Lumière blanche.	84 % (68-96)	50 % (33-68)
		115 s (75-155)	54 s (22-86)
	} Proche ultraviolet.	55 % (41-70)	36 % (22-73)
		140 s (108-172)	103 s (26-180)

N. B. — A côté de chaque valeur des taux de réaction (%) et des temps de latence (s), figurent les intervalles de confiance, au niveau de probabilité de 90 %, correspondants.

Tous ces résultats conduisent à utiliser systématiquement, dans la suite, la méthode de stimulation par lumière diffusée. Les expériences ultérieures seront toujours faites (sauf indication contraire) en plaçant les Lépidoptères éprouvés en dessous du faisceau de lumière. Ces conditions expérimentales amènent à un nombre plus grand de réactions phototropiques positives, et paraissent bien moins artificielles que celles consistant à soumettre les Noctuides à l'action directe d'un faisceau lumineux.

Lorsqu'ils sont introduits dans celui-ci, après un nécessaire séjour préalable dans l'obscurité, il semble qu'un nombre assez important d'individus soit inhibé par la lumière d'une façon durable. Selon COLLINS (1934-1935), cette inhibition serait due chez le *Carpocapse* aux rayons lumineux agissant directement sur les yeux composés, précédemment adaptés à l'obscurité, et provoquant ainsi leur adaptation rapide à la lumière, le phototropisme n'ayant lieu, selon cet auteur, que lorsque les yeux sont adaptés à l'obscurité.

4° Adaptation à l'obscurité préalable.

Comme GROSS (1913) l'avait déjà remarqué sur *Feltia subgothica*, si les Noctuelles sont prélevées directement dans les cages exposées à la lumière du jour, presque aucune ne présente de réaction phototropique positive, une fois mise, dans le noir, en présence d'une source de lumière. La réponse positive ne semble pouvoir se produire que lorsque les yeux sont adaptés à l'obscurité totale, ainsi que COLLINS (1934-1935) l'a observé sur le *Carpocapse Laspeyresia pomonella*. Un séjour préalable à l'obscurité est donc nécessaire.

D'autre part la sensibilité des organes visuels des Lépidoptères nocturnes varie avec cette adaptation, qui résulte des déplacements du pigment autour des rétinules dans les ommatidies. Ces déplacements, décrits par EXNER en 1889, sont assez lents lors du passage de la lumière à l'obscurité. Ils ne débutent, chez le Noctuide *Cerapteryx graminis* L., que 5 minutes après que l'insecte ait été mis dans l'obscurité, et ne seraient achevés qu'environ 30 minutes après (BERNHARD et OTTOSON, 1960 *b*). Selon ces auteurs (1959, 1960 *a, b*, 1961, 1962), la variation de la sensibilité des yeux composés se fait en deux phases, la seconde commence, chez *Cerapteryx graminis*, environ 9 minutes après la mise dans l'obscurité, et correspondrait à la migration du pigment autour des rétinules. La sensibilité de l'œil composé serait à peu près multipliée par 5 lorsqu'il s'adapte à l'obscurité, puisque la réponse de l'œil, obtenue par des méthodes électrophysiologiques, représente, lorsqu'il est adapté à la lumière, 20 % seulement de celle qu'il donne quand il est adapté complètement à l'obscurité (BERNHARD et OTTOSON, 1960 *a*).

Pour étudier l'influence des différents facteurs sur le phototropisme, en particulier l'action des caractéristiques du stimulus lumineux, il

faut donc réaliser les expériences sur des insectes placés toujours dans les mêmes conditions d'adaptation oculaire, et, de préférence, quand la sensibilité des yeux atteint son maximum.

J'ai donc d'abord recherché, en faisant varier la durée du séjour préalable à l'obscurité, le laps de temps après lequel les réactions positives sont les plus fréquentes et les plus rapides (tableau II).

Les temps expérimentés sont : 8 minutes à 1 heure, 1 h 15 mn à 2 heures, 3, 6, 10, 15, 24, 40 heures.

TABLEAU II. — ADAPTATION A L'OBSCURITÉ PRÉALABLE (*N. pronuba*).

DURÉE DU SÉJOUR DANS L'OBSCURITÉ	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE DE RÉPONSES POSITIVES	TAUX DE RÉACTION (%)	INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s)	INTERVALLE DE CONFIANCE (s)
8 m à 1 h	21	9	43	22-62	36	2-70
1 h à 2 h	20	8	40	25-65	58	43-73
3 h	30	26	87	75-95	99	77-121
6 h	39	33	84	68-90	101	79-123
10 h	20	18	90	77-99	91	57-125
15 h	20	14	70	49-86	144	96-192
24 h	20	14	70	49-86	209	165-253
40 h	17	7	41	20-64	194	137-251

Le stimulus employé reste le même : faisceau horizontal de lumière blanche, de 9 cm de diamètre, d'intensité toujours constante, l'éclairement produit étant de 70 lux (soit 0,2 lux à l'endroit où sont mis les Noctuides). Aucun facteur autre que le temps d'adaptation à l'obscurité ne varie.

Après un court maintien dans l'obscurité totale, ne dépassant pas 3 h, le taux de réaction reste faible, inférieur à 50 %, mais le temps de latence moyen est relativement bref (30 à 60 s).

Si le séjour dans le noir dure de 3 à 12 heures, une très grande proportion (80 à 90 %) des individus subit une intense photostimulation après un temps de latence un peu plus long (90 à 100 s).

Après des périodes d'obscurité plus grandes (15 à 24 h), ce pourcentage décroît lentement et descend en dessous de 50 % après 40 h. Corrélativement, le temps de latence s'accroît jusqu'à 200 s environ après 24 et 40 h (mais pendant lesquelles les papillons ont été enfermés sans nourriture).

Le taux de réaction passe donc par un maximum après un séjour dans l'obscurité compris entre 3 et 12 h, et le temps de latence moyen augmente d'abord après 3 h, puis reste constant et voisin de 100 s après 6 à 12 h, et s'allonge ensuite davantage (fig. 8).

Les conditions les plus favorables : simultanément taux de réaction plus élevé, et temps de latence moins long, ont donc lieu après une période à l'obscurité comprise entre 5 et 12 h. Les Noctuides seront donc maintenus chaque fois, avant toutes les expériences exposées par

la suite (sauf indication contraire), dans l'obscurité totale pendant un temps compris entre 5 et 7 h, le plus souvent de 6 h.

La quasi-totalité des individus de *Noctua pronuba* est ainsi attirée par la lumière après un temps minimum de 3 h environ passé dans le noir. Si cette période est celle nécessaire à l'adaptation complète de leurs yeux composés à l'obscurité, donc au maximum de sensibilité de ceux-ci, elle est bien plus longue que la durée trouvée par BERNHARD et OTTOSON (1960, b) chez la Noctuelle *Cerapteryx graminis* : environ

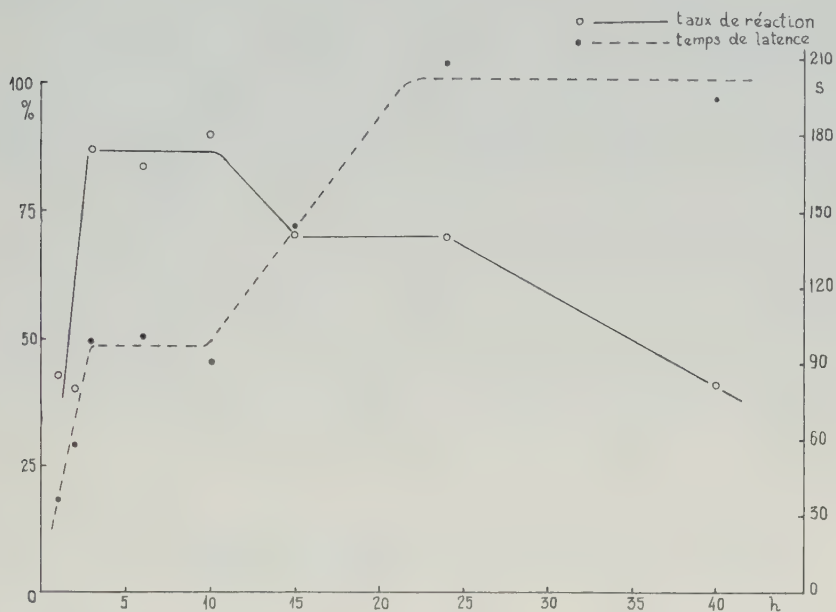


FIG. 8. — Variations du taux de réaction et de la période de latence de *Noctua pronuba* (en ordonnées), suivant la durée du séjour préalable à l'obscurité (en abscisses, heures).

30 minutes. Mais elle varie peut-être suivant les espèces, puisqu'elle est évaluée généralement à plusieurs heures.

Par contre, la vitesse de l'adaptation des yeux à la lumière, liée au mouvement inverse du pigment dans les ommatidies, dépend de l'intensité lumineuse incidente; elle serait plus grande, chez le Carposapse, lorsque cette dernière est plus forte (COLLINS, 1934-1935), mais l'adaptation débiterait seulement après quelques minutes d'exposition à une lumière brillante, et aussitôt avec une lumière plus faible (BERNHARD et OTTOSON, 1961). Cela empêche de réutiliser le même individu dans deux tests successifs, ainsi que GROSS l'avait déjà signalé (1913), les conditions de l'adaptation oculaire ne restant pas les mêmes pour le test suivant.

CHAPITRE II

ACTION DE L'ÉCLAIREMENT EN LUMIÈRE BLANCHE

Le comportement photocinétique des Noctuides expérimentés diffère selon les divers stimulus lumineux. Ceux-ci peuvent varier soit par leur intensité, soit par leur qualité (longueur d'onde, lumière polarisée ou non polarisée, fréquence de lumières intermittentes). L'action de l'éclairement étant primordiale, il convient d'examiner d'abord celle-ci, en lumière blanche puis en lumières monochromatiques.

L'étude de son influence sur les réactions phototropiques peut être faite suivant deux méthodes : 1° en soumettant les Noctuides à un seul faisceau de lumière dont l'éclairement varie d'une série de tests à une autre; 2° en les plaçant en présence de deux faisceaux parallèles identiques, et dont les deux sources n'ont pas la même intensité. Cette seconde technique permet de comparer leur action simultanée et d'apprécier l'importance de cette inégalité.

1° Réactions en présence de deux sources d'intensité inégale.

Les deux projecteurs sont placés à 2 m de la cage d'expérience. Ils sont disposés de manière telle que les deux faisceaux de lumière horizontaux la traversent à peu près diagonalement chacun (fig. 9) et affleurent son plancher. Sur ce dernier, la lumière dessine deux raies se croisant presque perpendiculairement au milieu de la cage. Dans cette zone éclairée ainsi, les déplacements des insectes peuvent être observés avec plus de précision. Sur les parois grillagées, 4 taches de lumière identiques sont formées aux deux extrémités des deux grands côtés, et au ras du fond de la cage. Pour éviter une réaction du type « compas de lumière », quelquefois observée, un écran opaque, constitué d'un carton plié perpendiculairement, est placé de telle sorte qu'il empêche les Noctuelles d'aller entre les deux lumières et les oblige à se diriger vers l'une ou vers l'autre (fig. 9).

Devant l'une des deux sources, est interposé un filtre neutre de densité 0,2, de façon à obtenir dans la cage un éclairement à peu près une fois et demie plus faible que l'autre. Ces derniers sont évalués à 2 et 1,26 lux. Les *Noctua pronuba* sont déposés chacun à tour de rôle, la tête orientée vers la lampe, en arrière du point d'intersection des faisceaux et dans le moins intense des deux (fig. 9).

Le comportement varie selon les individus. Certains s'envolent directement vers l'une ou l'autre des deux sources, puis se posent sur les plages lumineuses correspondantes, contre le grillage. D'autres se déplacent sans voler le long des faisceaux : ils remontent ainsi le plus faible jusqu'à son intersection avec l'autre. A cet endroit, quelques-uns s'arrêtent et ne bougent plus, mais les plus nombreux, après un temps d'immobilité assez bref, ou même sans aucun arrêt, continuent à marcher jusqu'au grillage, soit dans celui précédemment suivi, soit dans le plus intense, en tournant de 90° (cas le plus fréquent lorsqu'il n'y a pas

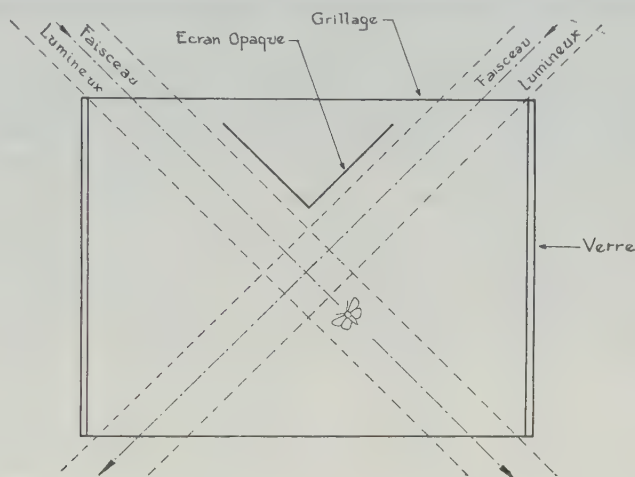


FIG. 9. — Méthode d'expérimentation avec deux faisceaux de lumière perpendiculaires l'un à l'autre, se croisant au centre de la cage.

envol direct). Quelques papillons sortent de la zone éclairée et vont s'immobiliser dans l'obscurité. Enfin, un certain nombre ne présente aucune réaction.

Quel que soit le mode de déplacement, vol direct vers l'une des deux lampes ou marche le long des rayons lumineux, un plus grand nombre de Noctuelles est toujours attiré par la source la plus intense (tableau III). Avec un éclairage environ une fois et demie plus grand

TABLEAU III. — RÉACTIONS DE *N. pronuba*
EN PRÉSENCE DE 2 SOURCES D'INTENSITÉ DIFFÉRENTE

NOMBRE DE TESTS	NON PHOTO- TAXIQUES	PHOTO- TAXIQUES POSITIFS	% AUX 2 LUMIÈRES		TEMPS DE LATENCE	
			La plus intense	La moins intense	Vers la plus intense	Vers la moins intense
39	10	29	20 69 %	9 31 %	69 s. (43-95)	68 s. (35-101)

que l'autre, 70 % des réponses positives ont lieu vers la lumière la plus forte, et 30 % vers la plus faible. Mais le temps de latence reste le même (près de 70 secondes).

Ainsi, en présence de deux lumières dont l'intensité n'est pas la même, il suffit d'une différence assez faible entre elles pour que la stimulation suscitée par la plus forte soit beaucoup plus importante. Pour comparer valablement les autres caractéristiques du stimulus lumineux, il faut donc opérer dans chaque cas avec une énergie transmise sensiblement égale. Cette précaution est en particulier indispensable lorsqu'on soumet simultanément les Noctuides à deux faisceaux de lumière différant par un autre facteur que l'intensité

Ce résultat peut être rapproché de celui obtenu en comparant l'action de la lumière diffusée et de la lumière directe. Le rôle plus stimulateur de la première est probablement dû à l'existence du gradient radial d'éclairement produit par la diffusion. Ce dernier provoque un plus grand nombre de réponses positives qu'un faisceau parallèle où l'éclairement est constant sur toute sa longueur, car les papillons vont, comme dans l'expérience précédente, vers la plus grande intensité. Le gradient d'éclairement semble stimuler la photocinèse plus que la direction des rayons, si c'est vraiment cette dernière (et non la vision directe de la source) qui la suscite dans un faisceau parallèle.

2° Réactions en présence d'une seule source de lumière.

Le faisceau de lumière parallèle est projeté horizontalement à travers la cage et passe par le milieu de ses parois vitrées ou grillagées. L'éclairement est modifié dans chaque série de tests par l'interposition, devant le projecteur, de diverses gélatines neutres, de différentes densités qui permettent de le faire varier dans le rapport de 1 à 10 000. Sans interposition de filtre, il a été évalué à 70 lux.

15 ou 25 Noctuelles sont éprouvées à la suite au cours de la même expérience. Deux espèces ont ainsi été étudiées : *Noctua pronuba* L. et *Phlogophora meticulosa* L.

a) *Noctua pronuba*. — Les éclairagements employés successivement sont, dans le faisceau, de 70 lux, 6,24, 2, 0,56, 0,14, 0,08, 0,05, 0,02, 0,014, 0,009 et 0,007 lux. Mais les insectes, placés sur le fond de la cage, ne reçoivent que la lumière diffusée par ses parois vitrées ou grillagées. Ils sont donc stimulés, au départ, par une lumière qui a été évaluée 350 fois plus faible. Ils sont donc soumis, en réalité, à des éclairagements allant de 0,2 à 0,00002 lux et qui sont indiqués dans le tableau IV.

De 0,2 à $0,16 \cdot 10^{-3}$ lux, le taux de réaction, d'abord élevé et proche de 100 % (0,2 lux), reste à peu près constant ou diminue très lentement, jusqu'à 70 % ($0,16 \cdot 10^{-3}$ lux), puis bien plus rapidement après :

il tombe à 55 % avec un éclaircissement de $0,063 \cdot 10^{-3}$ lux, et en dessous de 50 % avec $0,04 \cdot 10^{-3}$, $0,026 \cdot 10^{-3}$ et $0,020 \cdot 10^{-3}$ lux.

Par contre, le temps de latence moyen, de 97 s pour 0,2 lux, ne change pas sensiblement lorsque l'éclaircissement décroît, il ne varie que de 72 s au minimum (0,018 lux) à 105 s au maximum ($0,063 \cdot 10^{-3}$ lux). Sa moyenne, calculée pour l'ensemble de toutes les expériences, est de 92 s.

Le tableau IV groupe les résultats de 336 tests.

TABLEAU IV. — LUMIÈRE BLANCHE (*Noctua pronuba*).

E (EN LUX)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES POSITIFS	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
200 $\cdot 10^{-3}$	40	37	92,5	82-97,5	97	77-117
18 $\cdot 10^{-3}$	24	20	83	66-93	72	50-94
5,7 $\cdot 10^{-3}$	25	20	80	62-92	98	66-130
1,6 $\cdot 10^{-3}$	70	58	83	74-90	98	82-114
0,40 $\cdot 10^{-3}$	41	30	73	58-81	82	60-104
0,23 $\cdot 10^{-3}$	17	14	82	69-94	92	56-128
0,16 $\cdot 10^{-3}$	20	14	70	48-86	88	49-127
0,063 $\cdot 10^{-3}$	20	11	55	35-75	105	75-135
0,040 $\cdot 10^{-3}$	30	11	37	23-52	92	46-138
0,026 $\cdot 10^{-3}$	10	2	20	4-50	(71)	—
0,020 $\cdot 10^{-3}$	39	15	38	25-54	83	55-111

Les courbes représentées figure 10 traduisent la variation du taux de réaction et du temps de latence moyen (en ordonnées) en fonction du logarithme de l'éclaircissement (en abscisses). Celle établie pour le taux de réaction fait apparaître l'existence d'une valeur critique de l'éclaircissement, comprise entre $0,16 \cdot 10^{-3}$ et $0,063 \cdot 10^{-3}$ lux, au-dessus de laquelle les réactions phototaxiques positives de ces Noctuelles sont bien plus fréquentes (> 70 %) et en dessous de laquelle elles le sont bien moins (20 à 55 %).

Les limites des intervalles de confiance dans lesquels se situe, avec une probabilité de 90 chances sur 100, la fréquence exacte inconnue des réponses positives (tableau IV), ne sont pas significatives, entre 0,2 et $0,063 \cdot 10^{-3}$ lux, d'une variation du taux de réaction; rien ne permet d'affirmer qu'il y ait alors corrélation entre les deux variables. Elles montrent, par contre, qu'en dessous de $0,063 \cdot 10^{-3}$ lux, la baisse du taux de réaction est, à un niveau de probabilité de 90 %, liée à la diminution de l'éclaircissement.

De même, la période de latence semble indépendante de l'éclaircissement. Le rapport de corrélation entre l'une et l'autre a été calculé; la valeur obtenue, compte tenu du nombre d'expériences effectuées, n'est pas significative d'une liaison entre les deux.

b) *Phlogophora meticulosa*. — Les éclairagements expérimentés sont, dans le faisceau, respectivement de 2 lux, 0,56, 0,14, 0,044, 0,035, 0,027 et 0,014 lux. Ceux auxquels sont effectivement soumis les Lépidoptères dans la cage, 350 fois plus faibles, figurent dans le tableau V.

Lorsque l'éclairement décroît, le taux de réaction reste d'abord constant, voisin de 100 % : 90 à 95 % ($5,7 \cdot 10^{-3}$ à $0,13 \cdot 10^{-3}$ lux), puis il s'abaisse progressivement : 80 % avec $0,10 \cdot 10^{-3}$ lux, 73 % avec $0,077 \cdot 10^{-3}$, et il tombe à 23 % avec $0,04 \cdot 10^{-3}$ lux.

Le temps de latence moyen varie, il augmente d'abord de 116 s ($5,7 \cdot 10^{-3}$ lux) à 164 s ($1,6 \cdot 10^{-3}$ lux), puis il reste à peu près constant, de $1,6 \cdot 10^{-3}$ à $0,077 \cdot 10^{-3}$ lux, et ensuite s'allonge à 215 s ($0,04 \cdot 10^{-3}$ lux). Dans tous les cas, il est plus grand que celui de *Noctua pronuba*.

Les résultats de 134 tests en tout figurent dans le tableau V.

TABLEAU V. — LUMIÈRE BLANCHE (*P. meticulosa*).

E (EN LUX)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES POSITIFS	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
$5,7 \cdot 10^{-3}$	26	24	92	77-98	116	99-133
$1,6 \cdot 10^{-3}$	19	18	95	77-99	164	144-184
$0,40 \cdot 10^{-3}$	17	16	94	73-99	154	123-185
$0,13 \cdot 10^{-3}$	20	18	90	71-98	190	163-217
$0,10 \cdot 10^{-3}$	20	16	80	59-93	144	112-176
$0,077 \cdot 10^{-3}$	15	11	73	49-90	173	143-203
$0,040 \cdot 10^{-3}$	17	4	23	8-46	215	189-241

Les courbes (fig. 11) sont établies de la même manière que pour *Noctua pronuba*; elles font ressortir la variation du taux de réaction et de la période de latence en fonction de l'éclairement. Elles montrent toutes les deux qu'il existe une valeur critique de l'éclairement, comprise entre $0,040 \cdot 10^{-3}$ et $0,077 \cdot 10^{-3}$ lux, en dessous de laquelle les réactions phototaxiques positives de cette espèce deviennent bien moins fréquentes et ont lieu après une période de latence plus longue.

Comme pour *Noctua pronuba*, les intervalles de confiance dans lesquels se situe, à un niveau de probabilité de 90 %, le taux de réaction exact, montrent qu'au-dessus de cette valeur critique, le pourcentage des réponses positives paraît indépendant de l'éclairement, mais qu'en dessous sa brusque diminution est liée à ce dernier.

Pour les temps de latence, les intervalles de confiance calculés font ressortir qu'il y a 90 chances sur 100 pour que leur accroissement, en dessous de cette valeur critique, soit significatif.

Par contre, le rapport de corrélation obtenu entre eux et les éclairagements, lorsqu'ils sont supérieurs à cette valeur critique, est voisin du seuil de signification; s'il y a corrélation entre ces deux variables, dans ces limites considérées, elle est probablement très faible.

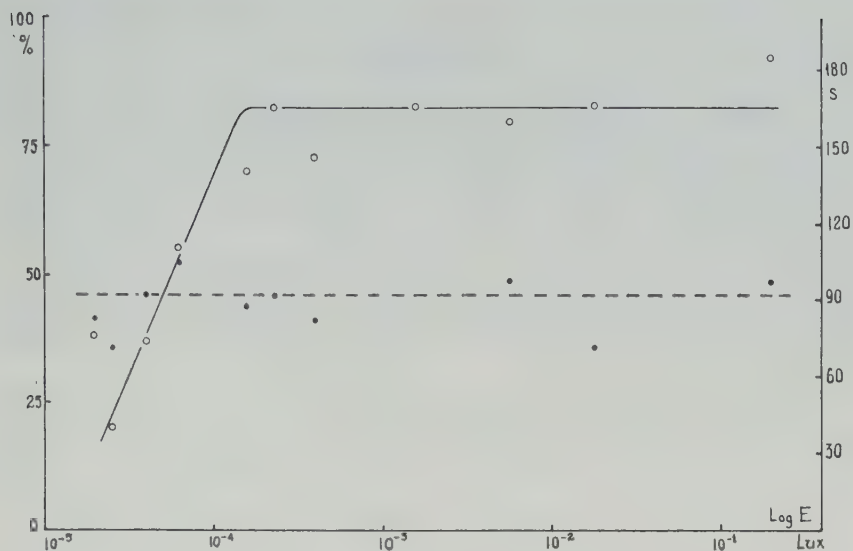


FIG. 10. — Variations du taux de réaction et de la période de latence de *Noctua pronuba* (en ordonnées) suivant le logarithme de l'éclairement (en abscisses), en lumière blanche.

○ ———— taux de réaction.
● - - - - - période de latence.

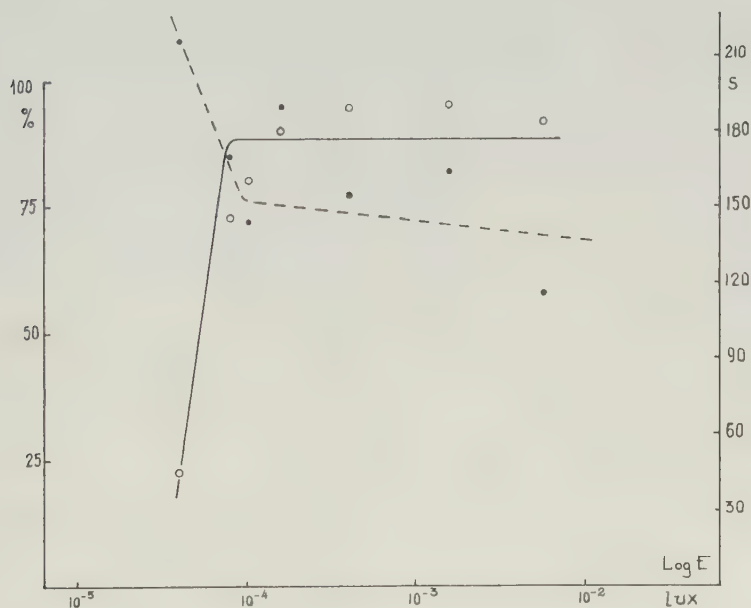


FIG. 11. — Variations du taux de réaction et de la période de latence de *Phlogophora meticulosa* (en ordonnées) suivant le logarithme de l'éclairement (en abscisses), en lumière blanche.

Conclusions.

1° Taux de réaction. Mise en évidence d'un seuil de réaction. — L'étude poursuivie sur ces deux Noctuides aboutit à un résultat commun : tant que l'éclairement est supérieur à une certaine valeur, presque tous les papillons éprouvés ont des réactions phototaxiques positives, le taux de réaction reste donc élevé et à peu près constant; quand il descend en dessous de cette valeur, la majorité des Noctuelles expérimentées n'est plus photostimulée et le pourcentage des réponses positives diminue très vite. Cette valeur critique peut donc être considérée comme le *seuil de réaction*.

Il correspond à un éclairement compris entre $16 \cdot 10^{-5}$ et $4 \cdot 10^{-5}$ lux dans le cas de *Noctua pronuba*, et entre $7,7 \cdot 10^{-5}$ et $4 \cdot 10^{-5}$ lux dans celui de *Phlogophora meticulosa*. Ces seuils peuvent être estimés, d'après les courbes (fig. 10 et 11), à $14 \cdot 10^{-5}$ lux pour *N. pronuba*, et $7 \cdot 10^{-5}$ lux pour *P. meticulosa*, soit 14 et 7 cent-millièmes de lux.

Ils sont de même ordre de grandeur que celui trouvé, avec le Pyralide *Chilo simplex* Btl., par KABURAKI et IWASA (1933) : entre 10^{-4} et 10^{-5} lux, et sont bien plus petits, environ 100 à 200 fois, que celui de la larve du Termite à cou rouge, *Calotermes flavicollis* Fab. : 0,015 lux (RICHARD, Thèse, 1951, p. 519).

Mais ils ne paraissent pas absolus, puisqu'une certaine proportion des individus, cependant toujours inférieure à 50 %, réagit encore à des éclaircements environ 10 fois plus faibles que les seuils. L'envol de ces papillons n'est peut-être pas provoqué par le stimulus lumineux, mais par une cause fortuite (choc, vibration, déplacement d'air, etc.); ils se dirigeraient ensuite vers la lumière au moment où, au cours de leur vol, ils croiseraient le faisceau lumineux (d'où temps de latence et de déplacement plus long). En effet, celui-ci serait alors capable de les attirer, puisque le plus faible éclairement à l'intérieur du faisceau a été, avec *Noctua pronuba*, de 0,007 lux, soit 50 fois plus grand que le seuil de réaction de cette espèce. Cela expliquerait qu'un faible pourcentage des insectes testés semble avoir encore des réactions phototropiques positives en dessous des seuils.

Toutes ces expériences ont été réalisées avec des éclaircements assez faibles, comparables aux éclaircements naturels existant la nuit (celui de la pleine lune est de 0,2 lux environ, et celui produit par l'ensemble de la voûte céleste, d'environ $1,80 \cdot 10^{-3}$ lux), pour que leurs conditions ne soient pas entièrement artificielles.

Cependant, quelques sources de lumière plus intenses, produisant un éclairement supérieur à 70 lux, ont été employées : elles exercent une très grande stimulation; le phototropisme devient alors si accentué qu'il ne paraît pas possible de trouver un point de neutralité ou « de polarisation nulle », au-dessus duquel les réactions phototaxiques positives n'auraient plus lieu, tout au moins dans les conditions expérimentales réalisées.

2° **Période de latence.** — Les résultats ne sont pas les mêmes avec les deux espèces. La période de latence de *Noctua pronuba* semble rester invariable, à peu près constante, de l'ordre de 90 s, quel que soit l'éclairement, dans les limites étudiées ($0,2$ à $2 \cdot 10^{-5}$ lux), et elle n'augmente pas quand il devient inférieur au seuil.

Par contre, celle de *Phlogophora meticulosa* s'allonge lorsque l'éclairement diminue, et s'accroît nettement lorsqu'il descend en dessous du seuil.

La durée de la période de latence de *P. meticulosa* est, dans tous les cas, plus grande (116 à 215 s) que celle de *pronuba* (72 à 105 s). Elle est donc différente selon les espèces, de même que, peut-être, sa variation en fonction de l'éclairement.

Ainsi, avec une seule source de lumière, les variations de l'intensité ne modifient guère la fréquence des réponses positives, ni le temps de latence, ni la vitesse des déplacements, tant que l'éclairement est supérieur au seuil.

Mais quand deux sources d'intensité inégale agissent simultanément, la plus forte provoque un plus grand nombre de réactions phototropiques positives, et les temps de latence ne diffèrent pas.

CHAPITRE III

ACTION DE L'ÉCLAIREMENT EN LUMIÈRES MONOCHROMATIQUES

J'ai recherché comment peuvent varier les réactions phototropiques des Noctuides suivant l'éclairement énergétique de diverses lumières colorées, afin de vérifier si celui-ci agit de la même manière que l'intensité en lumière blanche. Pour cela, les deux Noctuelles, *N. pronuba* et *P. meticulosa*, ont été soumises à différents éclairagements énergétiques dans chacune des lumières colorées suivantes : rouge (700 à 600 m μ), orange (630 à 570 m μ), jaune (600 à 550 m μ), vert (550 à 500 m μ), bleu (500 à 400 m μ) et proche ultraviolet (400 à 350 m μ).

La méthode d'expérience ne diffère de celle suivie en lumière blanche avec une seule source, que par l'interposition devant le projecteur à faisceau parallèle de filtres colorés Ilford, dont les courbes de transmission sont connues (fig. 2, p. 302). L'adjonction de gélâtines neutres de diverses densités permet de diminuer l'énergie transmise dans le rapport de 1 000 à 1.

Les tests ont été réalisés de la même façon qu'en lumière blanche, avec *Noctua pronuba* pour toutes ces longueurs d'onde, et avec *Phlogophora meticulosa* pour certaines d'entre elles.

Les tableaux qui suivent rassemblent les résultats obtenus. Chacun est relatif à une espèce et à une couleur donnée. Les éclairagements indiqués, exprimés en watts par mètre carré (W/m²) sont, comme pour la lumière blanche, ceux auxquels sont soumis les insectes déposés au fond de la cage (environ 350 fois plus petits que les éclairagements correspondants dans le faisceau lumineux).

Pour chaque valeur de l'éclairement sont reportés :

- le nombre de tests et celui des papillons ayant eu une réaction phototropique positive;
- le taux de réaction;
- le temps de latence moyen;
- les limites de l'intervalle de confiance, au niveau de probabilité de 90 %, dans lequel se situent les valeurs exactes inconnues de ces deux dernières grandeurs.

1° *Lumière rouge*

a) *Noctua pronuba* (tableau VI). — Dans le faisceau, les éclairagements expérimentés sont compris entre 0,01 et 2,4 W/m², soit, à l'endroit où sont placés les Noctuides, entre $0,29 \cdot 10^{-4}$ et $69 \cdot 10^{-4}$ W/m².

La largeur des intervalles de confiance montre qu'au-dessus de $2,9 \cdot 10^{-5}$ W/m², les variations du taux de réaction et du temps de latence moyen ne sont pas significatives. Le calcul du rapport de corrélation montre d'ailleurs que les périodes de latence sont probablement indépendantes de l'éclairement énergétique au-dessus de $2,9 \cdot 10^{-5}$ W/m².

TABLEAU VI. — LUMIÈRE ROUGE (*Noctua pronuba*).

E (en W/m ²)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
69 $\cdot 10^{-4}$	34	22	65	50-78	138	97-179
53 $\cdot 10^{-4}$	25	10	40	24-58	105	68-142
32 $\cdot 10^{-4}$	10	3	30	9-61	101	—
11 $\cdot 10^{-4}$	10	5	50	22-78	140	—
2,6 $\cdot 10^{-4}$	20	11	55	36-75	111	77-145
1,3 $\cdot 10^{-4}$	20	8	40	22-61	140	108-172
0,57 $\cdot 10^{-4}$	15	6	40	20-64	248	194-302
0,29 $\cdot 10^{-4}$	15	1	6,6	1-29	(210)	—

Le tableau VI met ainsi en évidence, pour *Noctua pronuba*, un *seuil de réaction* en lumière rouge en dessous duquel les papillons ne réagissent plus, ou très peu, avec un temps de latence d'une durée presque doublée. Ce seuil se situe entre des éclairagements énergétiques de $2,9 \cdot 10^{-5}$ et $5,7 \cdot 10^{-5}$ W/m². Il est donc 4 fois plus grand que celui existant en lumière blanche (environ $14 \cdot 10^{-5}$ lux, soit à peu près $1,4 \cdot 10^{-5}$ W/m²).

b) *Phlogophora meticulosa*. — Avec un éclairage énergétique d'environ 0,14 W/m² dans le faisceau, soit de $4 \cdot 10^{-4}$ W/m² au milieu du fond de la cage, aucun individu de cette espèce n'a eu de réaction phototropique positive. Si cette Noctuelle est sensible à la lumière rouge, ce qui n'est pas prouvé, son seuil avec cette couleur se situerait donc au-dessus de $4 \cdot 10^{-4}$ W/m²; il serait alors au moins 10 fois plus grand que celui de *Noctua pronuba*.

2° *Lumière orange*

(630 à 570 m μ , maximum d'énergie transmise à 600 m μ)
(tableau VII).

Noctua pronuba a été soumis à cette longueur d'onde avec 6 éclairagements énergétiques différents, allant de $0,08 \cdot 10^{-4}$ à $1 \cdot 10^{-4}$ W/m 2 .

Les chiffres obtenus montrent qu'il y a peut-être une baisse significative du taux de réaction lorsque l'éclairement devient inférieur à $3,4 \cdot 10^{-5}$ W/m 2 , mais la variation des périodes de latence ne semble pas significative. D'ailleurs, le rapport de corrélation trouvé entre celles-ci et les éclairagements fait ressortir que les premières sont probablement indépendantes des seconds, dans ce cas.

TABLEAU VII. — LUMIÈRE ORANGE (*Noctua pronuba*).

E (en W/m 2)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
$10 \cdot 10^{-5}$	20	14	70	42-86	77	46-108
$8,0 \cdot 10^{-5}$	27	16	59	44-75	73	50- 96
$3,4 \cdot 10^{-5}$	19	12	63	42-81	113	86-140
$2,0 \cdot 10^{-5}$	15	6	40	20-64	122	69-175
$1,1 \cdot 10^{-5}$	15	6	40	20-64	95	57-133
$0,8 \cdot 10^{-5}$	20	7	35	18-63	83	46-120

Avec cette longueur d'onde, il existe peut-être un seuil de réaction qui serait compris entre $3,4 \cdot 10^{-5}$ et $2,0 \cdot 10^{-5}$ W/m 2 . Il serait donc un peu inférieur à celui trouvé en lumière rouge, et 2 fois plus grand que celui déterminé en lumière blanche.

Cette couleur n'a pas pu être expérimentée sur *Phlogophora meticolosa* qui n'a pas réagi nettement, sous son influence, avec les éclairagements énergétiques employés.

3° *Lumière jaune*

(600 à 550 m μ , maximum à 575 m μ).

a) *Noctua pronuba* (tableau VIII). — 145 tests ont été faits avec 8 éclairagements énergétiques différents, échelonnés de $85 \cdot 10^{-5}$ à $0,085 \cdot 10^{-5}$ W/m 2 .

D'après les intervalles de confiance, la baisse du taux de réaction entre $0,29 \cdot 10^{-5}$ et $0,17 \cdot 10^{-5}$ W/m 2 peut être significative, mais pas l'allongement de la période de latence; le calcul du rapport de corrélation montre aussi que le temps de latence est probablement indépendant de l'éclairement au-dessus de $0,17 \cdot 10^{-5}$ W/m 2 .

TABLEAU VIII. — LUMIÈRE JAUNE (*Noctua pronuba*).

E (en W/m^2)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
85 $\cdot 10^{-5}$	47	25	53	41-66	92	75-109
40 $\cdot 10^{-5}$	10	7	70	40-91	111	51-171
3,1 $\cdot 10^{-5}$	12	6	50	25-75	104	61-147
1,6 $\cdot 10^{-5}$	15	9	60	36-81	142	105-179
0,80 $\cdot 10^{-5}$	10	6	60	30-85	98	77-119
0,29 $\cdot 10^{-5}$	20	10	50	31-70	101	74-128
0,17 $\cdot 10^{-5}$	19	7	37	20-58	120	91-149
0,08 $\cdot 10^{-5}$	10	2	20	4-50	(137)	—

Le seuil de réaction en lumière jaune, au-dessus duquel le pourcentage des réponses positives et la période de latence sont presque constants, et en dessous duquel le premier diminuerait rapidement, semble être compris entre $0,29 \cdot 10^{-5}$ et $0,17 \cdot 10^{-5} W/m^2$. Il est donc 10 fois plus faible qu'en lumière orange, et environ 5 fois plus petit qu'en lumière blanche.

b) *Phlogophora meticulosa* (tableau IX). — La même étude en lumière jaune, poursuivie sur cette espèce, avec des éclaircissements énergétiques compris entre $40 \cdot 10^{-5}$ et $0,85 \cdot 10^{-5} W/m^2$, aboutit à des résultats semblables et à la mise en évidence d'un seuil de réaction qui est, pour cette Noctuelle, dans cette longueur d'onde, de l'ordre

TABLEAU IX. — LUMIÈRE JAUNE (*P. meticulosa*).

E (en W/m^2)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
40 $\cdot 10^{-5}$	18	16	89	68-98	101	75-127
3,4 $\cdot 10^{-5}$	11	8	72	42-92	124	103-145
2,2 $\cdot 10^{-5}$	11	8	73	42-92	124	88-160
1,6 $\cdot 10^{-5}$	8	3	37	10-71	125	—
0,8 $\cdot 10^{-5}$	9	3	33	10-66	(166)	—

de $1,6 \cdot 10^{-5}$ à $2,2 \cdot 10^{-5} W/m^2$, soit environ 5 fois plus grand que celui de *pronuba* pour cette couleur, et environ 2 fois et demie plus élevé que celui de *meticulosa* trouvé en lumière blanche. Le temps de latence moyen semble augmenter sensiblement (de 101 à 124 secondes) quand l'éclairement décroît, et plus (124 à 166 secondes) lorsqu'il descend en dessous du seuil. Les limites des intervalles de confiance semblent montrer, en effet, que la baisse du taux de réaction est significative,

mais le rapport de corrélation obtenu entre les périodes de latence et les éclaircissements supérieurs au seuil n'a pas une valeur significative et, s'il peut y avoir corrélation entre les deux, elle ne peut être qu'assez faible.

4° *Lumière verte*

(550 m μ à 500 m μ).

a) *Noctua pronuba* (tableau X). — Neuf valeurs de l'éclairement, de $85 \cdot 10^{-5}$ à $0,08 \cdot 10^{-5}$ W/m², ont été expérimentées.

Les résultats montrent qu'en lumière verte il y a probablement un seuil de réaction au-dessus duquel la fréquence des réponses positives est à peu près constante, de l'ordre de 60 %, et en dessous duquel elle diminue. La durée de la période de latence n'est probablement pas liée à l'intensité de l'éclairement quand celle-ci est supérieure au seuil, ainsi que le démontre le calcul du rapport de corrélation entre l'une et l'autre.

TABLEAU X. — LUMIÈRE VERTE (*Noctua pronuba*).

E (en W/m ²)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
$85 \cdot 10^{-5}$	45	29	64	50-76	121	102-140
$40 \cdot 10^{-5}$	30	21	70	54-84	78	57-99
$3,1 \cdot 10^{-5}$	25	15	60	42-76	88	52-124
$2,5 \cdot 10^{-5}$	15	10	67	42-86	170	125-215
$1,6 \cdot 10^{-5}$	15	8	53	30-76	96	50-142
$0,94 \cdot 10^{-5}$	10	7	70	40-91	91	61-121
$0,34 \cdot 10^{-5}$	28	14	50	35-66	88	58-118
$0,17 \cdot 10^{-5}$	10	5	50	22-78	(68)	—
$0,08 \cdot 10^{-5}$	10	3	30	9-61	(52)	—

Ce seuil est ici compris entre $0,17 \cdot 10^{-5}$ et $0,08 \cdot 10^{-5}$ W/m², il est donc un peu inférieur à celui existant en lumière jaune et est 7 fois et demie plus faible qu'en lumière blanche.

b) *Phlogophora meticulosa* (tableau XI). — 72 tests faits avec des papillons de cette espèce conduisent à des résultats analogues. Le seuil de réaction est plus élevé que celui de *pronuba* pour la même longueur d'onde (un peu plus de 3 fois plus grand : entre $0,60 \cdot 10^{-5}$ et $0,37 \cdot 10^{-5}$ W/m²) et est peu différent de celui de *meticulosa* existant en lumière blanche ($0,7 \cdot 10^{-5}$ W/m²) et 3 fois plus faible qu'en lumière jaune. Les fluctuations observées dans les périodes de latence sont probablement dues au hasard, et leur durée moyenne est vraisemblablement constante, de l'ordre de 130 secondes, et indépendante de l'éclairement, comme le montre le calcul du rapport de corrélation, jusqu'au seuil, après lequel elle augmente.

TABLEAU XI. — LUMIÈRE VERTE (*P. meticulosa*).

E (en W/m^2)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
40 $\cdot 10^{-5}$	15	14	93	78-100	133	107-159
11 $\cdot 10^{-5}$	10	9	90	60-99	118	69-167
3,1 $\cdot 10^{-5}$	9	6	67	35-90	130	91-169
0,94 $\cdot 10^{-5}$	10	6	60	30-85	114	64-164
0,77 $\cdot 10^{-5}$	9	5	55	28-86	164	135-193
0,60 $\cdot 10^{-5}$	10	5	50	22-78	148	100-196
0,37 $\cdot 10^{-5}$	9	3	33	10-65	(183)	—

5° Lumière bleue

(500 à 400 $m\mu$).

a) *Noctua pronuba* (tableau XII). — Son comportement photokinétique a été étudié en lumière bleue, avec 10 éclairagements énergétiques allant de $89 \cdot 10^{-5}$ à $0,020 \cdot 10^{-5} W/m^2$.

Le taux de réaction n'est jamais élevé et ne dépasse pas 60 %; il tombe à 10 % seulement avec $0,020 \cdot 10^{-5} W/m^2$. Pour cette valeur, les *N. pronuba* n'ont pratiquement plus de réaction phototaxique positive bien nette. La comparaison des intervalles de confiance montre que la fréquence des réponses positives doit rester probablement constante au-dessus de $0,020 \cdot 10^{-5} W/m^2$, et que sa baisse est significative. Le temps de latence moyen semble présenter des variations, de 68 à 165 secondes, mais le rapport de corrélation obtenu par le calcul n'est pas significativement différent de zéro, il démontre l'indépendance probable de la durée par rapport à l'éclairement.

Le seuil de réaction en lumière bleue se situe donc entre $0,026 \cdot 10^{-5}$

TABLEAU XII. — LUMIÈRE BLEUE (*Noctua pronuba*).

E (en W/m^2)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
89 $\cdot 10^{-5}$	25	13	52	35-70	135	110-160
40 $\cdot 10^{-5}$	10	6	60	30-85	116	57-174
3,7 $\cdot 10^{-5}$	14	8	57	34-80	142	92-192
2,6 $\cdot 10^{-5}$	15	9	60	36-81	165	111-219
1,7 $\cdot 10^{-5}$	15	9	60	36-81	145	100-190
0,23 $\cdot 10^{-5}$	20	12	60	39-78,5	75	52-98
0,063 $\cdot 10^{-5}$	20	9	45	26-66	109	71-147
0,049 $\cdot 10^{-5}$	10	5	50	22-78	130	—
0,026 $\cdot 10^{-5}$	9	5	55	25-84	(68)	27-109
0,020 $\cdot 10^{-5}$	20	2	10	2,5-29	(102)	—

et $0,020 \cdot 10^{-5} \text{ W/m}^2$. Il est donc plus petit qu'avec les autres couleurs étudiées (environ 7 fois plus qu'en lumière verte) et est environ 60 fois plus faible qu'en lumière blanche.

b) Phlogophora meticulosa (tableau XIII). — De la même façon, 9 éclairagements énergétiques, de $137 \cdot 10^{-5}$ à $0,06 \cdot 10^{-5} \text{ W/m}^2$, ont été expérimentés en lumière bleue sur *P. meticulosa*.

La quasi-totalité des individus de cette espèce présente des réactions phototaxiques positives, même pour des éclairagements très faibles. C'est seulement avec $0,06 \cdot 10^{-5} \text{ W/m}^2$ que le taux de réaction baisse fortement, et de manière significative. D'après le calcul du rapport de corrélation, la durée de la période de latence n'est pas liée à l'éclairage si ce dernier est supérieur à $0,14 \cdot 10^{-5} \text{ W/m}^2$, mais en dessous de cette valeur, et pour celle-ci, elle s'allonge significativement.

TABLEAU XIII. — LUMIÈRE BLEUE (*P. meticulosa*).

E (en W/m^2)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
$137 \cdot 10^{-5}$	9	7	78	44- 96	112	90-134
$91 \cdot 10^{-5}$	10	10	100	74-100	110	84-136
$63 \cdot 10^{-5}$	10	10	100	74-100	106	54-158
$15 \cdot 10^{-5}$	10	10	100	74-100	119	105-133
$4,0 \cdot 10^{-5}$	10	9	90	60- 99	123	99-147
$2,4 \cdot 10^{-5}$	10	8	80	50- 96	163	135-191
$1,4 \cdot 10^{-5}$	10	9	90	60- 99	104	74-134
$0,14 \cdot 10^{-5}$	12	11	92	65- 99	158	135-181
$0,06 \cdot 10^{-5}$	24	9	37	22- 55	148	124-172

Le seuil de réaction en lumière bleue est donc compris entre $0,14 \cdot 10^{-5}$ et $0,06 \cdot 10^{-5} \text{ W/m}^2$, il est bien plus petit que celui trouvé pour cette espèce avec les autres couleurs (4 fois plus qu'en lumière verte et 12 fois plus qu'en lumière jaune) et est plus faible qu'en lumière blanche (environ 5 fois plus).

6° Proche ultraviolet (400 à 350 $\text{m}\mu$).

La méthode d'expérience est semblable à celles suivies avec les autres lumières monochromatiques, mais l'appareillage est différent; il a été décrit précédemment. Un filtre spécial arrête à peu près toutes les longueurs d'onde visibles et ne laisse passer que le proche ultraviolet, avec un peu de violet (maximum d'énergie transmise : à 365 $\text{m}\mu$), qui rend possible l'observation visuelle.

a) *Noctua pronuba* (tableau XIV). — Ses réactions au proche ultraviolet ont été observées avec 10 éclairagements énergétiques, compris entre $8,9 \cdot 10^{-3}$ et $0,12 \cdot 10^{-3}$ W/m².

Les réponses positives deviennent moins fréquentes et semblent avoir lieu après un temps de latence plus long, lorsque l'éclairement tombe en dessous de $0,16 \cdot 10^{-3}$ W/m². La valeur du seuil de réaction doit donc être voisine de $0,16 \cdot 10^{-3}$ W/m². Il serait alors 2 fois et demie plus élevé qu'en lumière rouge, et 10 fois plus qu'en lumière

TABLEAU XIV. — ULTRAVIOLET (*Noctua pronuba*).

E (en W/m ²)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
$8,9 \cdot 10^{-3}$	35	29	83	70-92	98	81-115
$6,9 \cdot 10^{-3}$	15	10	66	42-81	103	79-127
$5,4 \cdot 10^{-3}$	15	8	53	30-75	110	74-146
$1,4 \cdot 10^{-3}$	35	24	68	53-81	81	63- 99
$0,86 \cdot 10^{-3}$	19	14	74	53-89	86	63-109
$0,68 \cdot 10^{-3}$	18	13	72	50-88	73	35-111
$0,45 \cdot 10^{-3}$	19	12	63	42-81	98	83-113
$0,25 \cdot 10^{-3}$	20	12	60	39-79	82	63-101
$0,16 \cdot 10^{-3}$	18	9	50	30-70	111	81-141
$0,12 \cdot 10^{-3}$	12	5	41	18-67	(179)	—

blanche. Le rapport de corrélation entre les périodes de latence et les éclairagements supérieurs à ce seuil n'est significativement pas différent de zéro, il montre que les deux ne sont probablement pas liés : le temps de latence paraît constant au-dessus du seuil (de l'ordre de 90 s).

b) *Phlogophora meticulosa* (tableau XV). — La même étude, faite sur *meticulosa* avec 12 éclairagements énergétiques différents (de $890 \cdot 10^{-5}$ à $0,011 \cdot 10^{-5}$ W/m²), aboutit à la mise en évidence d'un seuil de réaction au-dessus duquel le taux de réaction est élevé et paraît constant, entre 80 et 60 %, et en dessous duquel il diminue très nettement. Le temps de latence moyen reste aussi à peu près constant au-dessus du seuil et augmente au-dessous. Le calcul montre, d'ailleurs, qu'il n'y a probablement pas corrélation entre l'éclairement au-dessus du seuil et la durée de la période de latence.

Ce seuil est, dans le cas de cette longueur d'onde, pour cette Noctuelle, compris entre $0,21 \cdot 10^{-5}$ et $0,11 \cdot 10^{-5}$ W/m². Il est donc plus faible que celui trouvé en lumière blanche (environ 3 fois plus petit) et est un peu supérieur à celui en lumière bleue (environ 1 fois et demie plus grand).

Les figures 12 et 13 (*Noctua pronuba*), 14 et 15 (*Phlogophora meticulosa*) représentent les variations du taux de réaction et de la période de latence de ces deux espèces, en fonction de l'éclairement dans chacune des différentes lumières colorées expérimentées, ainsi qu'en ultra-

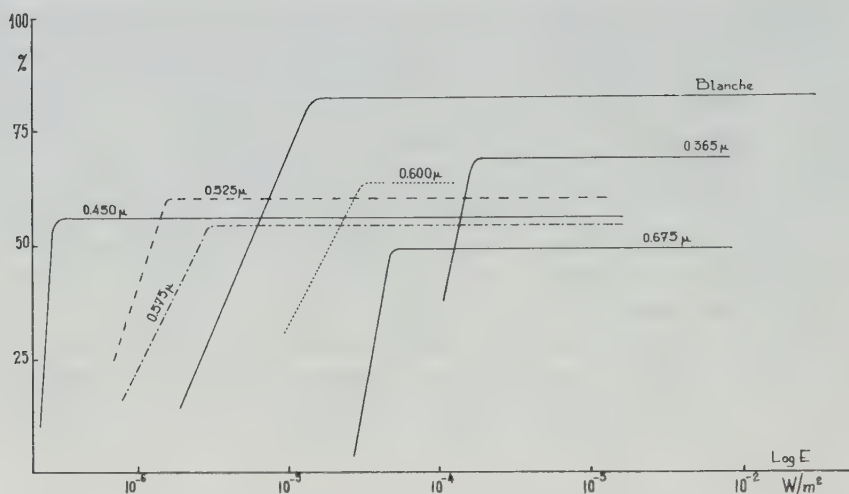


FIG. 12. — Variations du taux de réaction de *Noctua pronuba* (en ordonnées) suivant le logarithme de l'éclairement (en abscisses), en diverses lumières monochromatiques : 0,365 μ : proche ultraviolet; 0,450 μ : bleu; 0,525 μ : vert; 0,575 μ : jaune; 0,600 μ : orange; 0,675 μ : rouge.

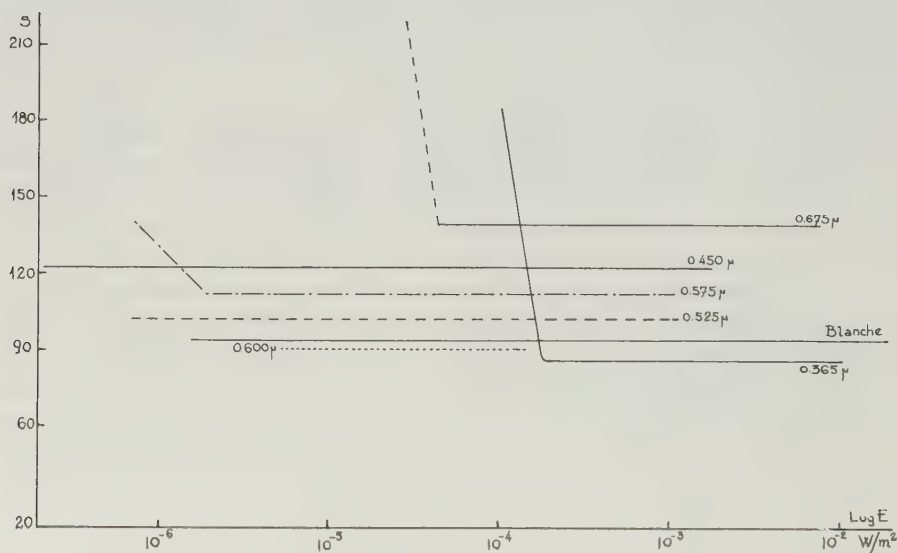


FIG. 13. — Variations des périodes de latence de *Noctua pronuba* (en ordonnées) suivant le logarithme de l'éclairement (en abscisses), en diverses lumières monochromatiques.

violet, et en lumière blanche. Les logarithmes des éclaircissements sont portés en abscisses. Ces courbes font ressortir en chaque longueur d'onde la valeur critique de l'éclairement correspondant au seuil de réaction.

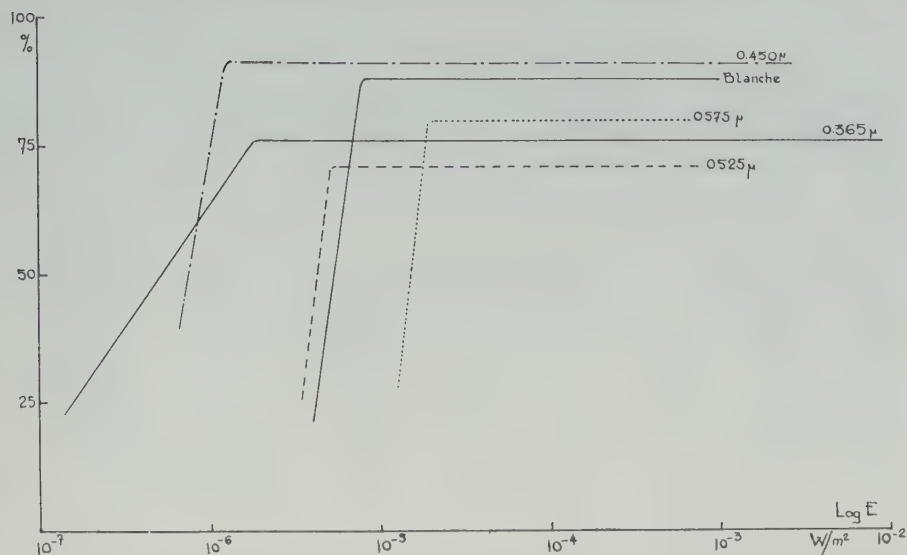


FIG. 14. — Variations du taux de réaction de *Phlogophora meticulosa* (en ordonnées) suivant le logarithme de l'éclairement (en abscisses), en diverses lumières monochromatiques.

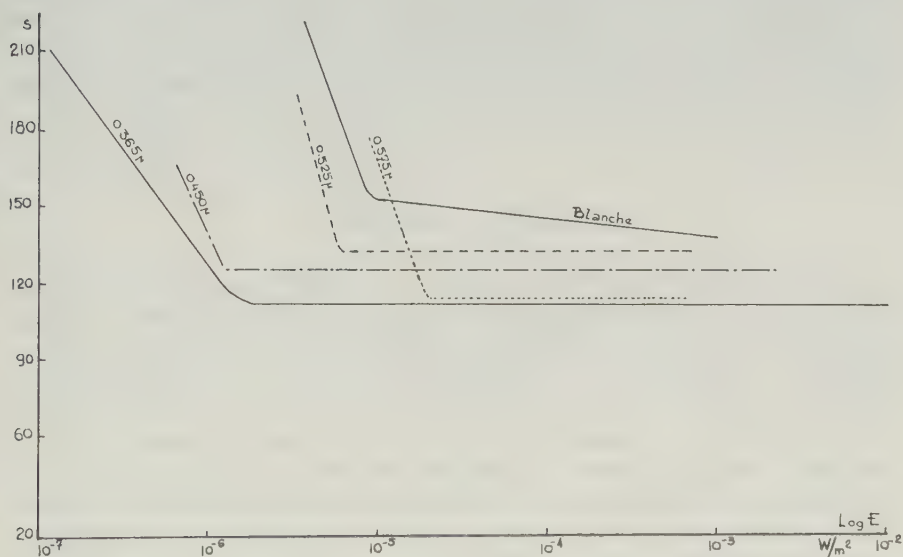


FIG. 15. — Variations des périodes de latence de *Phlogophora meticulosa* (en ordonnées) suivant le logarithme de l'éclairement (en abscisses), en diverses lumières monochromatiques.

Pour tenir compte des résultats obtenus par les méthodes de la statistique mathématique, des droites horizontales ont été tracées au-dessus des seuils : pour les temps de latence, les valeurs des rapports de corrélation trouvées entre la durée et l'éclairement ne sont pas signifi-

TABLEAU XV. — ULTRAVIOLET (*P. meticulosa*).

E (en W/m ²)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉACTION (%)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE (s.)
8,9 . 10 ⁻³	15	14	93	72-100	71	52- 90
5,4 . 10 ⁻³	15	12	80	56- 94	127	99-155
1,4 . 10 ⁻³	27	21	77	60- 90	122	95-149
0,45 . 10 ⁻³	12	8	66	38- 84	88	50-126
0,25 . 10 ⁻³	40	30	75	62- 86	123	100-146
4,0 . 10 ⁻⁵	25	21	84	68- 92	104	86-122
0,69 . 10 ⁻⁵	25	18	72	54- 86	126	109-143
0,31 . 10 ⁻⁵	20	12	60	39- 79	121	93-149
0,21 . 10 ⁻⁵	20	16	80	59- 93	112	91-133
0,11 . 10 ⁻⁵	20	5	25	11- 46	122	92-152
0,051 . 10 ⁻⁵	25	14	56	39- 73	150	120-180
0,011 . 10 ⁻⁵	14	3	21	7- 45	208	—

ficatives d'une liaison entre eux, dans presque tous les cas. Pour les taux de réaction, les intervalles de confiance montrent en chaque cas qu'au-dessus des seuils leur variation, suivant l'éclairement, n'est probablement pas significative. L'ordonnée de ces droites correspond à la moyenne de tous les temps de latence mesurés au cours de tous les tests faits avec des éclaircissements supérieurs aux seuils, et, pour les taux de réaction, au pourcentage de toutes les réponses positives observées au-dessus des seuils (voir tableau XVII, p. 340).

Résumé et conclusions.

L'étude de l'influence des variations de l'éclairement en différentes lumières monochromatiques, sur le phototropisme des deux espèces, aboutit à un résultat commun : de la même façon qu'en lumière blanche, si l'éclairement est supérieur à un certain niveau minimal, la totalité ou la majorité des individus éprouvés a des réactions phototaxiques positives, le taux de réaction reste donc du même ordre de grandeur (sauf peut-être en lumière ultraviolette avec *N. pronuba*, jaune, verte et ultraviolette avec *P. meticulosa*) et le temps de latence demeure constant (sauf peut-être en lumière jaune avec *P. meticulosa*).

Avec des éclaircissements inférieurs à ce minimum, le nombre des insectes photostimulés diminue rapidement et tend vers zéro, et leur période de latence s'allonge, dans la plupart des cas, avec *P. meticulosa* (sauf peut-être en lumière jaune), mais semble ne pas varier avec *N. pronuba* (sauf en lumières rouge et ultraviolette).

Cette valeur minimale de l'éclairement est le *seuil de réaction*, il est différent dans chaque couleur, et, pour les deux espèces, d'autant plus petit que la longueur d'onde est plus courte (exception faite de l'ultraviolet) (voir tableau XVI).

TABLEAU XVI. — SEUILS DE RÉACTION (W/m^2).

	ULTRAVIOLET	BLEU	VERT	JAUNE	ORANGE	ROUGE	BLANCHE
<i>Noctua pronuba</i> .	$1,57 \cdot 10^{-4}$	$2,5 \cdot 10^{-7}$	$1,7 \cdot 10^{-6}$	$2 \cdot 10^{-6}$	$2,8 \cdot 10^{-5}$	$5,7 \cdot 10^{-5}$	$14 \cdot 10^{-6}$
<i>Phlogophora meticulosa</i> .	$2 \cdot 10^{-6}$	$1,4 \cdot 10^{-6}$	$5,7 \cdot 10^{-6}$	$1,7 \cdot 10^{-5}$	—	? $> 4 \cdot 10^{-4}$	$7 \cdot 10^{-6}$

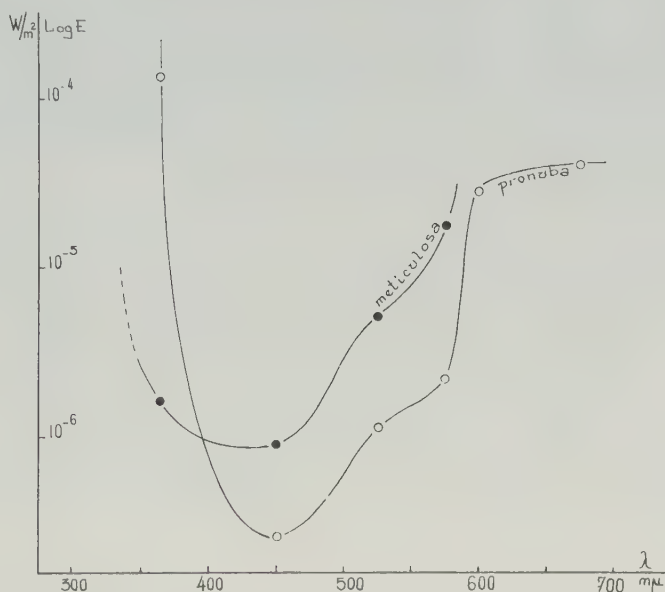


FIG. 16. — Variations des seuils de réaction de *Noctua pronuba* et de *Phlogophora meticulosa* (en ordonnées), en fonction de la longueur d'onde (en abscisses). En ordonnées figurent les logarithmes des éclaircissements correspondant aux seuils de réaction.

La figure 16 reproduit les variations du seuil de réaction des deux espèces en fonction de la longueur d'onde (longueurs d'onde en abscisses, et en ordonnées les logarithmes des éclaircissements énergétiques correspondant aux seuils de réaction). Elle montre pour *Noctua pronuba* une nette discontinuité entre le jaune (575 mμ) et l'orange (600 mμ).

Le seuil de réaction de *P. meticulosa* est, dans tous les cas (excepté l'ultraviolet et la lumière blanche), plus élevé que celui de *pronuba*, et sa variation en fonction de la longueur d'onde est pratiquement la même (exception faite de l'ultraviolet). Ces résultats sont donc concordants, sauf, semble-t-il, en ultraviolet. La différence observée avec cette longueur d'onde (360 mμ) semble être liée à un décalage général, vers

les plus petites longueurs d'onde, de la courbe de *meticulosa* par rapport à celle de *pronuba*, puisque sa limite vers les plus grandes paraît reculer du rouge au jaune (voir plus loin).

Ces seuils de réaction, plus particulièrement en lumière bleue et verte, et ultraviolette pour *meticulosa*, sont très bas, ils montrent que ces Noctuides sont sensibles à des éclairagements extrêmement faibles, allant jusqu'à un minimum de $2 \cdot 10^{-7}$ W/m² (qui correspondrait en lumière blanche à $2 \cdot 10^{-6}$ lux, soit deux-millionièmes de lux), donc à des éclairagements bien inférieurs à celui produit par l'ensemble de la voûte céleste.

Si, comme cela est assez probable, les seuils de réaction sont en relation avec les seuils de sensibilité des yeux aux diverses couleurs, la courbe représentant leur variation suivant la longueur d'onde montre que la plus grande sensibilité spectrale a lieu dans le bleu aux plus faibles éclairagements, ce qui est l'équivalent du phénomène de Purkinje (retrouvé d'ailleurs par des méthodes électrophysiologiques sur d'autres papillons de nuit : HASSELMANN, 1962).

Au-dessus du seuil de réaction, les variations de l'éclairement dans chaque couleur ne modifient guère, comme en lumière blanche, les réactions phototropiques des deux espèces étudiées. En effet, la fréquence des réponses positives, ou taux de réaction, semble rester à peu près constante, et la durée de la période de latence moyenne (comme l'a montré, dans presque tous les cas, le calcul des rapports de corrélation) paraît être indépendante de l'intensité de l'éclairement.

Le phototropisme de ces Noctuides dépend donc moins de l'intensité (quand elle est supérieure aux seuils) que de la longueur d'onde des lumières.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DE LA LONGUEUR D'ONDE A ÉNERGIE ÉGALE

L'influence de la longueur d'onde de la lumière sur le phototropisme des Lépidoptères nocturnes a déjà fait l'objet d'assez nombreux travaux. Certains auteurs ont employé des lampes de diverses couleurs pour attirer ces insectes; ils ont comparé les résultats obtenus ainsi, et différents selon la source attractive (J. PERRAUD, 1904; HERMS et ELLSWORTH, 1934; etc.). Les conclusions tirées de ces expériences ne concordent pas toutes, car des facteurs autres que le stimulus lumineux interviennent alors, en particulier les conditions du temps, le nombre des papillons qui peut varier du fait des émergences nouvelles, etc. Quelques études en laboratoire, sur les réactions phototropiques des Lépidoptères aux lumières colorées, concernent surtout des Microlépidoptères (Tortricides, Pyralidides surtout), mais elles n'ont pas toujours été réalisées correctement au point de vue photométrique. Les méthodes suivies ont consisté le plus souvent à soumettre les insectes simultanément à deux ou quatre lumières colorées différentes : si leur intensité énergétique n'est pas exactement la même, l'action de la longueur d'onde n'est alors pas seule en jeu. Cela paraît être le cas des expériences de MARSHALL et HIENTON (1938) avec le *Carpocapse*, de FICHT et HIENTON (1941) avec *Pyrausta nubilalis*, et surtout de GLICK (1955) avec *Pectinophora gossypiella*. Par contre, celles de GROSS (1913) sur une Noctuelle, de PETERSON et HAEUSSLER (1928) sur deux Tortricides, ainsi que de STERMER (1959) sur divers Microlépidoptères ont été faites, semble-t-il, dans de bonnes conditions photométriques. La méthode d'expérimentation de ces auteurs consiste à placer un grand nombre d'individus entre deux ou quatre lumières de longueur d'onde différente et à l'opposé l'une de l'autre (deux à deux s'il y en a quatre). Cela ne permet pas d'étudier le comportement individuel des Lépidoptères éprouvés, ni de discerner si le déplacement de l'insecte vers l'une des deux sources provient de la phototaxie positive vers celle-ci, ou d'une réaction phototropique négative vis-à-vis de l'autre, puisque les deux faisceaux ou les deux gradients d'éclairement coïncident, mais en sens inverse.

Cependant, avec ces Lépidoptères, le plus grand nombre de réactions positives a été observé en direction du proche-ultraviolet, du bleu ou du vert.

La comparaison de l'action des différentes couleurs sur les réactions phototropiques des Noctuides peut être faite de deux manières : 1° en les soumettant successivement à un seul faisceau de lumière colorée, dont la longueur d'onde n'est pas la même d'une série de tests à une autre, mais dont l'éclairement énergétique demeure constant; 2° en les soumettant simultanément à deux lumières monochromatiques différentes, mais de même intensité énergétique.

1° Variations du comportement phototropique
en fonction de la longueur d'onde (une seule source).

L'étude précédente, poursuivie sur *Noctua pronuba* et *Phlogophora meticulosa*, et consacrée à l'influence de l'éclairement en diverses lumières colorées, permet d'examiner celle de la longueur d'onde à énergie transmise égale. J'ai aussi observé les réactions de quelques autres Noctuides, mis en présence de faisceaux de lumière monochromatique transportant la même énergie.

A. — RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES PRÉCÉDENTES
FAITES EN LUMIÈRES COLORÉES

Les résultats des expériences antérieures montrent comment varient, en fonction de la longueur d'onde, les réactions des deux espèces étudiées quand elles sont soumises à différentes lumières colorées avec des éclairagements énergétiques égaux.

TABEAU XVII. — MOYENNES DES TAUX DE RÉACTION ET DES TEMPS DE LATENCE
OBTENUS A TOUS LES ÉCLAIREMENTS SUPÉRIEURS AUX SEUILS

		0,675 μ	0,600 μ	0,575 μ	0,525 μ	0,450 μ	0,365 μ	Blanche
N. <i>pronuba</i> .	Taux de réaction.	49 % 42-56 %	64 % 53-74 %	55 % 48-62 %	61 % 55-67 %	55 % 48-62 %	69 % 62-75 %	81 % 77-85 %
	Temps de latence.	139 s 122-156 s	90 s 77-103 s	111 s 98-124 s	102 s 91-113 s	121 s 106-136 s	89 s 80-98 s	92 s 84-100 s
P. <i>meti- culosa</i> .	Taux de réaction.			80 % 66-90 %	71 % 60-81 %	91 % 84-95 %	76 % 71-81 %	88 % 82-92 %
	Temps de latence.			112 s 96-128 s	132 s 116-148 s	125 s 115-135 s	111 s 103-119 s	153 s 142-164 s

Lorsque ces derniers sont supérieurs aux seuils, le taux de réaction et le temps de latence paraissent constants en chaque couleur. Leur variation suivant la longueur d'onde, à énergie égale, reste donc la même quel que soit l'éclairement, tant que celui-ci demeure au-dessus des seuils de réaction.

Le tableau XVII indique, pour chaque région spectrale utilisée, les moyennes et leurs intervalles de confiance, de tous les temps de latence et de tous les taux de réaction qui ont été obtenus avec les deux Noctuelles à tous les éclairagements énergétiques expérimentés, et supérieurs aux seuils.

a) *Noctua pronuba*. — Ce tableau montre qu'au-dessus de tous les seuils, les réactions phototaxiques positives de cette espèce vers une source d'ultraviolet (365 m μ) seraient plus fréquentes et plus rapides que vers une lumière bleue de même intensité énergétique, ou jaune, ou rouge. En lumière verte et orange, elles peuvent être aussi nombreuses qu'en lumière jaune ou bleue, ou autant que vers le proche ultraviolet, mais elles le sont plus que vers le rouge.

La période de latence moyenne de *N. pronuba* est plus brève lorsque cette Noctuelle est soumise à une lumière orange ou ultraviolette, plus longue quand elle est attirée par une lumière rouge.

La figure 17 où sont portés les intervalles de confiance, à un niveau de probabilité de 90 %, des taux de réaction et des temps de latence au-dessus des seuils, permet de comparer valablement l'action des diverses longueurs d'onde à énergie égale, en particulier les différences des périodes de latence mesurées en chaque couleur. Elle montre une baisse progressive du taux de réaction lorsque la longueur d'onde augmente. Elle fait apparaître aussi la plus grande stimulation qu'exerce la lumière blanche.

Si l'éclairement descend en dessous des seuils, il est évident que la plus grande proportion des papillons est attirée par la ou les lumières dont le seuil est plus bas. Comme celui-ci est d'autant plus petit que la longueur d'onde est plus courte (excepté l'ultraviolet), le taux de réaction le plus élevé se déplace d'une couleur à une autre de plus petite longueur d'onde, quand l'éclairement décroît (voir fig. 12). Il passerait ainsi de l'ultraviolet ($8,9 \cdot 10^{-3}$ à $0,45 \cdot 10^{-3}$ W/m 2) à l'ensemble des longueurs d'onde du visible ($0,45 \cdot 10^{-3}$ à $0,29 \cdot 10^{-5}$ W/m 2) : orange, vert, bleu et jaune, ensuite au vert, au bleu et au jaune ensemble, puis au vert et au bleu seulement, enfin au bleu (en dessous de $0,29 \cdot 10^{-5}$ W/m 2). Cela est bien mis en évidence par la figure 12 (p. 334).

Il n'est guère possible de préciser la variation des périodes de latence en fonction de la longueur d'onde quand l'éclairement devient inférieur aux seuils de réaction, car elles sont alors obtenues à partir d'un trop petit nombre d'individus.

Noctua pronuba est donc attiré par le proche ultraviolet plus que

par une partie du visible (bleu, jaune et rouge) quand l'éclairement est supérieur à $1,57 \cdot 10^{-4}$ W/m² environ. En dessous de cette valeur, toutes les couleurs semblent exercer une photostimulation assez semblable (sauf le rouge, qui est la moins attractive de toutes). Aux très faibles éclaircissements (inférieurs à $1,7 \cdot 10^{-6}$ W/m² environ), c'est le bleu qui provoque le plus de réactions phototaxiques positives.

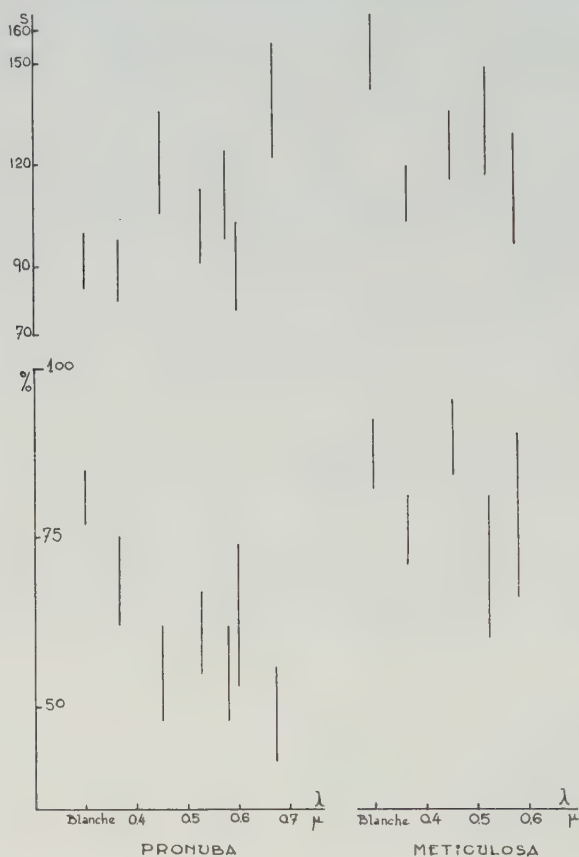


FIG. 17. — Intervalles de confiance des taux de réaction et périodes de latence de *Noctua pronuba* et *Phlogophora meticulosa*, en chaque lumière monochromatique, à tous les éclaircissements supérieurs aux seuils correspondants.

Une série de tests pratiqués avec un filtre ne laissant passer que de l'infrarouge (700 à 1 000 mμ), avec une énergie transmise importante, mais non déterminée, a montré que *N. pronuba* ne présente aucune réaction orientée quand il est soumis à ce rayonnement.

b) Phlogophora meticulosa. — Les expériences faites sur cette espèce en faisant varier l'éclairement avec quatre lumières mono-

chromatiques (proche ultraviolet, bleu, vert et jaune) n'apportent pas des résultats identiques à ceux obtenus avec *Noctua pronuba*.

Le plus grand pourcentage de réponses positives a lieu avec une lumière bleue quel que soit l'éclairement; avec les plus faibles, ce serait cependant le proche ultraviolet qui provoquerait le plus de réactions phototropiques positives. Cela apparaît nettement sur la figure 14, représentant les variations du taux de réaction en fonction de l'éclairement, dans chaque couleur (p. 335).

Les intervalles de confiance des taux de réaction et des temps de latence de cette Noctuelle (tableau XVII) permettent de comparer l'influence de ces quatre domaines spectraux, à énergie égale et supérieure à celle de tous les seuils (fig. 17).

Le taux de réaction est alors, avec une lumière bleue, plus élevé qu'avec une lumière verte ou ultraviolette; en jaune, il peut être aussi grand qu'en bleu, ou qu'en vert ou ultraviolet.

La période de latence ne diffère pas d'une manière très significative, mais elle paraît plus brève avec le proche ultraviolet.

Lorsque l'éclairement descend en dessous du seuil le plus élevé (soit celui en lumière jaune : $1,7$ à $2 \cdot 10^{-5}$ W/m²), elle serait d'autant moins longue que la longueur d'onde est plus courte (voir fig. 15, représentant les variations du temps de latence en fonction de l'éclairement dans chaque couleur) (p. 335).

Cette Noctuelle n'a présenté aucune réaction phototropique vers la lumière rouge, ni orange, du moins avec l'éclairement énergétique expérimenté ($4 \cdot 10^{-4}$ W/m²).

A énergie transmise égale, ces deux espèces réagissent donc davantage aux lumières de plus courtes longueurs d'onde, soit au bleu, soit au proche ultraviolet. Cela dépend de la valeur de l'éclairement avec lequel sont expérimentées les longueurs d'onde isoénergétiques. Lorsqu'il décroît, le maximum des réponses positives de *Noctua pronuba* se déplace de l'ultraviolet à l'ensemble du visible (sauf le rouge), puis au bleu seulement. Ainsi, aux plus faibles éclaircissements, le taux de réaction des deux Noctuides devient d'autant plus élevé que la longueur d'onde est plus courte (exception faite de l'ultraviolet avec *pronuba*).

Avec un éclairement supérieur au seuil existant en lumière blanche, celle-ci provoque, avec *N. pronuba*, mais non avec *P. meticulosa*, des réactions positives plus nombreuses que n'importe quelle lumière monochromatique.

Les lumières colorées n'exercent donc pas exactement la même stimulation sur ces deux Noctuides, et leurs réactions ne varient pas d'une manière absolument identique suivant la longueur d'onde. Afin de vérifier si le rôle de celle-ci dans le phototropisme diffère ou non selon les espèces, j'ai étudié aussi le comportement de quelques autres Noctuelles.

B. — RÉACTIONS DE DIVERSES ESPÈCES
A DIFFÉRENTES LONGUEURS D'ONDES ISOÉNERGÉTIQUES

Espèces étudiées. — La même méthode d'expérience a permis d'examiner les réactions à diverses lumières monochromatiques de six autres espèces de Noctuides : *Scotia ipsilon* Hfn., *Amathes c-nigrum* L., *Pachetra sagittigera* Hfn. (= *leucophaea* Schiff.), *Mamestra w-latinum* Hfn., *Mythimna vitellina* Hb. et *Ammoconia senex* Geyer.

TABLEAU XVIII. — RÉACTIONS DE DIFFÉRENTES ESPÈCES
AUX LUMIÈRES COLORÉES

	0,365 μ	0,450 μ	0,525 μ	0,575 μ	0,675 μ
E = 4.10^{-4} w/m ²					
<i>Noctua pronuba</i>	63 % 98 s.	60 % 116 s.	70 % 78 s.	70 % 111 s.	40 % 105 s.
<i>Phlogophora meticulosa</i>	66 % 88 s.	100 % 106 s.	93 % 133 s.	89 % 101 s.	0 —
<i>Amathes c-nigrum</i>		50 % 108 s.	84 % 74 s.	60 % 109 s.	15 % —
<i>Pachetra sagittigera</i>		50 % 124 s.	65 % 99 s.	50 % 117 s.	31 % 136 s.
<i>Mamestra w-latinum</i>		100 % 85 s.	80 % 94 s.	71 % 114 s.	0 —
<i>Mythimna vitellina</i>		60 % 83 s.	78 % 115 s.	40 % 127 s.	0 —
E = $1,14 \cdot 10^{-5}$ w/m ² .					
<i>Scotia ipsilon</i> ♂ et ♀	63 % 109 s.	77 % 88 s.	78 % 101 s.	72 % 110 s.	12,5 % (194 s.)
<i>Ammoconia senex</i>		50 % 230 s.	20 % (115 s.)	30 % (124 s.)	

Il s'agit, à l'exception de cette dernière, de Noctuelles très communes presque partout, dont la vie imaginaire a lieu au printemps et pendant l'été. Par contre, *Ammoconia senex* est une espèce méditerranéenne automnale, commune dans les Basses-Alpes.

Elles ont été soumises, de la même façon que *Noctua pronuba* et *Phlogophora meticulosa*, à des lumières de différentes longueurs d'onde, mais avec un éclairement énergétique constant, de $4 \cdot 10^{-4}$ W/m² (de $1,14 \cdot 10^{-5}$ W/m² pour *Scotia ipsilon* et *Ammoconia senex*).

Les résultats des tests faits avec ces six Noctuides sont portés dans le tableau XVIII, où sont indiqués les taux de réaction et les temps de latence moyens de chacun, avec ceux de *N. pronuba* et *P. meticulosa* sous le même éclairage énergétique de $4 \cdot 10^{-4}$ W/m² (les pourcentages publiés dans une note précédente [C. DUFAY, 1957 a] diffèrent un peu, car ils provenaient alors de résultats partiels).

Taux de réaction. — Pour trois des six Noctuelles étudiées, avec un éclairage énergétique de $4 \cdot 10^{-4}$ W/m² (*P. sagittigera*, *M. vitellina* et *A. c-nigrum*) la plus grande proportion de papillons photostimulés est obtenue avec une lumière verte, et, pour deux (*M. w-latinum* et *P. meticulosa*), avec une lumière bleue. Avec $1,14 \cdot 10^{-5}$ W/m², le taux de réaction des deux autres (*S. ipsilon* et *A. senex*) est plus élevé en bleu (*senex*) et analogue en vert et en bleu (*ipsilon*). Sur huit espèces, trois présentent donc le plus grand nombre de réponses positives avec une lumière verte, trois avec une bleue, une avec le bleu et le vert, et une avec le vert et le jaune (*N. pronuba*).

La lumière jaune attire une proportion variable d'individus selon les espèces, elle provoque moins de réactions positives que le bleu dans le cas de cinq Noctuelles (*meticulosa*, *w-latinum*, *vitellina*, *ipsilon* et *senex*), plus dans celui de deux (*c-nigrum* et *pronuba*), et autant pour une seule (*sagittigera*).

Des individus de deux espèces seulement ont nettement réagi à la lumière rouge (*pronuba* et *sagittigera*), mais un très petit nombre de *c-nigrum* et d'*ipsilon* est attiré par la lumière rouge. Les trois autres ne paraissent pas sensibles à cette couleur, du moins à l'éclairage expérimenté (*w-latinum*, *vitellina* et *meticulosa*).

Scotia ipsilon, seul étudié en ultraviolet, avec *N. pronuba* et *P. meticulosa*, a donné, avec cette région spectrale, comme *meticulosa*, un taux de réaction inférieur à ceux obtenus en bleu et en vert.

Période de latence. — La période de latence moyenne serait plus courte sous une lumière verte pour trois espèces (*c-nigrum*, *sagittigera* et *pronuba*), sous une lumière bleue pour trois autres (*w-latinum*, *vitellina* et *ipsilon*). Elle serait presque de la même durée en bleu et en jaune pour quatre (*pronuba*, *meticulosa*, *c-nigrum* et *sagittigera*), analogue en vert et en jaune pour une (*ipsilon*), et nettement plus longue en jaune chez deux espèces (*vitellina* et *w-latinum*) qui paraissent insensibles au rouge.

Comparaison des résultats. — Le plus grand taux de réaction et la plus brève période de latence ont donc lieu simultanément avec une lumière verte pour deux Noctuides (*c-nigrum* et *sagittigera*), en même temps avec la lumière bleue pour une (*w-latinum*). La période de latence est minimale dans le bleu et le taux de réaction maximal dans le vert pour deux autres (*ipsilon* et *vitellina*). *Ammonoconia senex* ne réagit bien que sous l'influence d'une lumière bleue.

Les espèces expérimentées peuvent donc être classées en deux caté-

gories : celles qui ont eu des réactions phototropiques positives vers la lumière rouge, et celles qui n'ont pas réagi à cette lumière. Il est remarquable de constater que les premières (*pronuba*, *sagittigera*, *c-nigrum*, *ipsilon*) ont le taux de réaction le plus élevé avec la lumière verte (ou tout au moins plus grand qu'en bleu), et que les secondes ont soit le taux de réaction le plus grand (*meticulosa*, *w-latinum*), soit la période de latence la plus brève (*vitellina*), avec la lumière bleue.

De la même façon, les premières ont le taux de réaction plus grand avec une lumière jaune qu'avec une lumière bleue (sauf *ipsilon*, éprouvé avec un plus faible éclaircissement) ou égal avec ces deux lumières (*sagittigera*), tandis que celui des secondes est plus petit avec la lumière jaune qu'avec les lumières verte et bleue.

Les temps de latence moyens sont, d'une manière semblable, les plus brefs avec la lumière verte pour les espèces sensibles au rouge (sauf *ipsilon*), et avec la lumière bleue pour celles ne réagissant pas au rouge (sauf *meticulosa*, pour lequel elle est cependant moins longue avec le bleu qu'avec le vert). Chez ces dernières (sauf *meticulosa*), la période de latence paraît d'autant plus longue que la longueur d'onde est plus grande, tandis que pour les autres elle est sensiblement la même en bleu et en jaune (sauf pour *ipsilon*, expérimenté avec un éclaircissement plus faible).

Bien que le nombre des tests pratiqués sur toutes ces Noctuelles ne soit pas très élevé, les résultats obtenus sont donc, dans l'ensemble, bien concordants.

Les longueurs d'onde les plus courtes du spectre visible exercent donc, avec le même éclaircissement énergétique, la photostimulation la plus forte (taux de réaction plus élevé, temps de latence moins long) sur ces Noctuides, mais la couleur suscitant le plus de réponses positives après une plus brève période de latence varie de l'ultraviolet au vert ou au bleu, selon l'éclaircissement expérimenté, comme on l'a vu, et aussi suivant les espèces. Celles-ci se classeraient en deux catégories : l'une ne réagissant pas, ou très peu seulement, à la lumière rouge, et stimulée davantage par la lumière bleue (à l'éclaircissement énergétique de $4 \cdot 10^{-4}$ W/m²), l'autre, plus ou moins phototaxique positive au rouge et stimulée davantage par la lumière verte.

2° Action simultanée de deux lumières colorées différentes, d'égale intensité.

A. — MÉTHODE D'EXPÉRIMENTATION

Elle est la même que celle suivie pour étudier les réactions de *Noctua pronuba* en présence de deux sources de lumière blanche (voir figure 9, p. 319), et a été décrite plus en détail à ce propos. Les deux sources comparées sont placées en effet dans des directions perpendiculaires,

et non opposées l'une à l'autre, pour les raisons exposées plus haut.

Les éclairagements énergétiques des deux faisceaux colorés de longueur d'onde différente sont égalisés, au besoin, grâce à l'adjonction dans l'un d'eux de gélatines « neutres », après des mesures faites au moyen d'un couple thermo-électrique dans le vide. Cet éclairagement constant est évalué à $0,004 \text{ W/m}^2$. Les Noctuelles sont déposées au même point dans la cage, entre les deux faisceaux lumineux et devant leur intersection, ou dans l'un deux. J'ai observé le comportement d'individus de *Noctua pronuba*, placés dans ces conditions.

B. — RÉSULTATS

J'ai étudié successivement l'action simultanée d'une lumière rouge et d'une jaune; d'une jaune et d'une verte; d'une jaune et d'une bleue; d'une verte et d'une bleue; enfin d'une bleue et du proche ultraviolet.

Lorsque les individus éprouvés sont déposés devant l'intersection des deux faisceaux lumineux (voir fig. 9, p. 319), ils vont généralement se placer dans l'un des deux, et le suivent, souvent sans voler, jusqu'à son intersection avec l'autre. Là, sous l'influence conjointe des deux lumières, le papillon s'immobilise parfois plus ou moins longtemps, en agitant souvent les antennes, puis il repart soit dans le faisceau suivi précédemment, soit dans l'autre, au vol ou sans s'envoler; quelquefois il reste au point de croisement sans bouger. Plus rarement, il sort de la zone éclairée pour s'immobiliser à l'obscurité. Mais, fréquemment, il s'envole directement de l'endroit où il a été mis, vers la tache de lumière que forme l'un des deux faisceaux sur la paroi grillagée de la cage, et va voler sur place contre celle-ci.

1° Lumière rouge (700-600 $m\mu$) et lumière jaune (600-550 $m\mu$). — Tous les 10 individus expérimentés s'orientent dans le faisceau de lumière jaune, qu'ils suivent, ou bien ils s'envolent et vont directement sur la plage de lumière jaune contre le grillage de la cage. Aucun n'est attiré par la lumière rouge. Un seul s'est immobilisé à l'intersection des deux faisceaux et y est demeuré. Un autre a marqué un temps d'arrêt de 30 s en cet endroit, puis est reparti dans le faisceau jaune suivi précédemment.

La moyenne des périodes de latence, augmentées des temps de déplacement, des *N. pronuba* se dirigeant ainsi vers la source jaune est de 96 secondes.

2° Lumière jaune (650-500 $m\mu$) et lumière verte (550-500 $m\mu$). — Sur 30 papillons, 17 seulement présentent de nettes réactions phototropiques positives. Un peu plus se déplacent vers la lumière verte que vers la jaune : respectivement 10 et 7. Quatre des premiers se sont d'abord orientés vers la source jaune, puis ont tourné pour aller sur la verte. Les 6 autres marchent ou volent directement vers celle-ci.

L'inverse ne s'est pas produit, car tous ceux attirés par la lumière jaune l'ont été sans aucun détour ni arrêt. Les pourcentages des individus stimulés par l'une ou l'autre des deux sources, par rapport au nombre total des réponses positives, sont ainsi de 59 % pour la lumière verte, et 41 % pour la jaune.

Les moyennes correspondantes des temps de latence et de déplacement sont de 116 s (± 50) (vers la lumière verte) et de 102 s (± 72) (vers la jaune).

3° Lumière jaune (600-550 m μ) et lumière bleue (500-400 m μ). — 40 *Noctua pronuba* ont été soumis à l'action simultanée d'une lumière bleue et d'une jaune. Seulement 31 réagissent au stimulus lumineux d'une manière positive : 25 d'entre eux vers la lumière bleue, et seulement 6 vers la jaune.

Parmi les premiers, 14 s'envolent directement de l'endroit où ils ont été placés vers la plage lumineuse bleue. Les 11 autres y vont sans voler, soit sans aucun arrêt (cas de 3 individus), soit après une immobilisation assez longue (90 et 240 s) à l'intersection des deux faisceaux (cas de 3 papillons) où ils s'orientent vers la lumière jaune, pour finir par tourner vers la bleue, vers laquelle ils s'envolent après ce temps d'arrêt. 2 autres volent d'abord vers la source jaune, puis ensuite vers la bleue. Les 6 attirés par la jaune se dirigent sans aucun détour vers celle-ci.

Dans ce cas, 4 fois plus de Noctuelles, soit 80 % des individus photostimulés, ont des réactions phototaxiques positives vers la lumière de plus petite longueur d'onde. La moyenne de leur temps de latence et de déplacement est de 126 s avec ceux dépassant 240 s (cas de 4 papillons), mais de 87 s si l'on excepte ces derniers. Celle des *pronuba* allant vers la lumière jaune est, de la même façon, de 115 ou de 84 s. Elles sont donc, de toute manière, très analogues.

4° Lumière verte (550-500 m μ) et lumière bleue (500-400 m μ). — De la même manière, 30 *Noctua pronuba* sont éprouvés avec ces deux lumières. 22 seulement se déplacent ou volent vers elles, dont 20 vers la bleue (soit 91 %) et seulement 2 en direction de la verte (9 %). Parmi les premiers, 2 s'orientent d'abord dans le faisceau vert et le suivent un certain temps avant de tourner et de s'envoler sur la plage de lumière bleue. Deux autres volent successivement sur la verte, puis sur la bleue. Tous les autres vont directement vers cette dernière, soit au vol, soit sans voler.

Le temps moyen de latence et de déplacement de ces 20 individus est de 97 ou de 86 s, suivant que l'on tient compte ou non des périodes de latence dépassant 240 s.

5° Lumière bleue (500-400 m μ) et proche ultraviolet (400-350 m μ). — Les Noctuelles sont déposées toujours dans le faisceau de lumière bleue, en retrait de son intersection avec celui d'ultraviolet. 32 sont ainsi expérimentées. Parmi elles, 20 seulement ont des réactions photo-

taxiques positives, dont 14 vers l'ultraviolet (70 %) et 6 vers le bleu (30 %). Celles attirées par la source bleue volent toutes directement vers elle. Par contre, des 14 allant vers celle d'ultraviolet, 6 le font au vol, depuis l'endroit où elles ont été placées, sans aucun détour. Les autres suivent sans voler le faisceau de lumière bleue jusqu'à l'intersection des deux et là, sans immobilisation temporaire, sous l'influence simultanée des deux stimulus lumineux, elles tournent aussitôt de 90° pour se diriger vers la source d'ultraviolet. Elles marchent alors le long du faisceau ultraviolet ou s'envolent avant d'atteindre la plage éclairée par ce rayonnement, contre laquelle elles volent alors sur place. Une seule s'est immobilisée à la croisée des deux faisceaux.

70 % des Lépidoptères photostimulés le sont donc par l'ultraviolet, 30 % par le bleu. Le temps de latence et de déplacement des premiers est de 99 ou 135 s, suivant que l'on élimine ou non ceux supérieurs à 240 s; celui des seconds est bien plus long : 127 ou 168 s.

Ces résultats sont portés dans le tableau XIX, où sont figurés, avec les moyennes des périodes de latence et leurs intervalles de confiance correspondants (au niveau de probabilité de 90 %), les pourcentages des individus attirés par l'une ou l'autre des sources agissant simultanément, calculés par rapport au nombre total des tests positifs.

TABLEAU XIX. — ACTION SIMULTANÉE
DE 2 LUMIÈRES MONOCHROMATIQUES DIFFÉRENTES (*Noctua pronuba*).

ULTRAVIOLET (0,35 - 0,40 μ)	BLEU (0,40 - 0,50 μ)	VERT (0,50 - 0,55 μ)	JAUNE (0,55 - 0,60 μ)	ROUGE (0,60 - 0,70 μ)
70 % 99 $\pm$ 35 s.	30 % 127 $\pm$ 49 s.			
	91 % 86 $\pm$ 22 s.	9 %		
	80 % 87 $\pm$ 23 s.		20 % 84 $\pm$ 27 s.	
		59 % 116 $\pm$ 50 s.	41 % 102 $\pm$ 72 s.	
			100 % 96 $\pm$ 67 s.	0 %

C. — CONCLUSIONS

Dans tous les cas, quelles que soient les lumières monochromatiques comparées, c'est celle de plus courte longueur d'onde qui se montre la plus attractive. La différence est faible entre le vert et le jaune, mais très marquée entre le jaune et le rouge (qui n'est alors pas attractif), le bleu et le vert, l'ultraviolet et le bleu. Lorsque la Noctuelle a d'abord suivi le faisceau de plus grande longueur d'onde, elle repart, après un

arrêt plus ou moins long à la croisée des deux faisceaux, le plus fréquemment sur celui de plus courte longueur d'onde, ou s'envole vers la source correspondante. D'autre part, dans tous les cas où elle a une réaction phototaxique positive vers la lumière de plus grande longueur d'onde, elle va vers celle-ci directement, sans aucun détour ni arrêt. Cela semble montrer qu'elle ne perçoit alors pas l'autre lumière. Si tous les individus recevaient, dans tous les tests, les deux stimulus lumineux, il paraît donc probable que 100 % des réponses positives auraient lieu vers la longueur d'onde la plus courte.

Les périodes de latence ne diffèrent pas sensiblement, suivant que les papillons sont attirés par l'une ou l'autre des deux lumières colorées, sauf quand ils sont soumis simultanément au proche ultraviolet et au bleu : celles des insectes attirés par l'ultraviolet sont alors plus brèves.

Ces résultats sont assez semblables à ceux obtenus avec le Noctuide américain *Feltia subgothica* (Gross, 1913), qui, placé entre deux lumières monochromatiques d'égale intensité disposées en face l'une de l'autre, vole bien plus souvent vers celle de plus courte longueur d'onde (dans le spectre visible).

Lorsque deux lumières colorées différentes (dont l'éclairement énergétique est à peu près égal, et de l'ordre de $0,004 \text{ W/m}^2$) agissent simultanément sur *Noctua pronuba*, la plus grande stimulation est toujours exercée par celle de plus courte longueur d'onde; l'ultraviolet, dans ces conditions, a un pouvoir dynamogène nettement plus grand que celui des autres radiations (plus grand pourcentage de réactions phototaxiques positives, et plus court temps de latence).

Cette comparaison n'est évidemment valable que si l'éclairement énergétique employé est supérieur aux seuils de réaction existant dans les deux couleurs que l'on fait agir simultanément. Cela est le cas dans toutes ces expériences. Il va de soi, en effet, que si l'éclairement est inférieur au seuil de l'une des deux couleurs, ce sera l'autre qui stimulera la plus forte proportion des papillons éprouvés.

3° Action simultanée de la lumière blanche et d'une lumière monochromatique.

La méthode d'expérimentation est semblable à celle suivie précédemment. Mais les faisceaux lumineux n'affleurent pas le plancher de la cage : ils traversent celle-ci à mi-hauteur, et forment sur ses deux grands côtés quatre taches lumineuses symétriques. L'un des deux ne comporte pas de filtre coloré, mais seulement des gélatines « neutres » pour que l'éclairement produit par les deux faisceaux soit à peu près identique. *Noctua pronuba* a ainsi été soumis à des éclaircissements énergé-

tiques égaux, évalués à $0,004 \text{ W/m}^2$ dans le faisceau, soit environ $1,12 \cdot 10^{-5} \text{ W/m}^2$ à l'endroit, sous l'intersection des deux faisceaux, où sont déposés les Noctuides. La lumière blanche a été comparée ainsi à la lumière bleue (400-500 $\text{m}\mu$), à la lumière verte (500 à 550 $\text{m}\mu$) et à la lumière jaune (550 à 600 $\text{m}\mu$).

1° **Lumières blanche et jaune.** — 45 tests ont été réalisés. Au cours de 10, la Noctuelle est restée immobile, et, pendant 4 autres, elle s'est envolée sans montrer de réaction positive au stimulus lumineux. J'ai observé dans 3 cas une orientation du type « compas de lumière », car l'insecte a volé directement vers un point situé sur le grillage de la cage à égale distance des deux plages lumineuses, et entre elles. 18 *pronuba* ont été attirés par la lumière blanche (soit 64 % des papillons stimulés par l'une des deux sources), et 10 ont volé directement vers la lumière jaune (36 %). Les temps de latence moyens ne diffèrent pas suivant la lumière attractive : 107 s pour la lumière blanche, 105 pour la jaune.

2° **Lumières blanche et verte.** — Sur 30 papillons éprouvés, 24 réagissent à la lumière : 15 en direction de la lumière verte (soit 65 % des réponses positives), 8 vers la blanche (35 %) et 1 vers un point équidistant des deux sources et situé entre elles (réaction du type « compas de lumière »). Dans les deux premiers cas, ils volent, depuis l'endroit où ils ont été placés, directement vers les plages lumineuses formées sur les parois de la cage. Les périodes moyennes de latence sont du même ordre de grandeur : 131 s pour la lumière blanche, 121 s pour la verte.

3° **Lumières blanche et bleue.** — 20 Noctuides sont expérimentés avec ces deux lumières. 4 restent immobiles, 2 ont une réaction « compas de lumière ». Parmi les 14 autres, 11 vont directement vers la lumière bleue au vol (soit 78 %) et 3 seulement vers la blanche (22 %). Les temps de latence moyens correspondants sont de 110 et 111 s, ils sont donc identiques.

Dans le tableau XX figurent les pourcentages des individus stimulés

TABLEAU XX. — ACTION SIMULTANÉE D'UNE LUMIÈRE MONOCHROMATIQUE ET DE LA LUMIÈRE BLANCHE (*N. pronuba*)

	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	POURCENTAGE DES INDIVIDUS ATTIRÉS PAR LA LUMIÈRE MONO- CHROMATIQUE	PÉRIODE DE LATENCE ET DE DÉPLACEMENT VERS LA LUMIÈRE	
				Monocho- matique	Blanche
Bleu (0,40-0,50 μ) . .	20	14	78 %	110 $\pm$ 37 s.	111 $\pm$ 62 s.
Vert (0,50-0,55 μ) . .	30	23	65 %	121 $\pm$ 36 s.	131 $\pm$ 49 s.
Jaune (0,55-0,60 μ) . .	45	28	36 %	105 $\pm$ 54 s.	107 $\pm$ 16 s.

par la lumière monochromatique dans chacune de ces trois séries de tests, ainsi que les périodes de latence (avec leurs intervalles de confiance) (1).

La proportion des réponses positives à la lumière monochromatique est donc d'autant plus élevée que la longueur d'onde est plus courte, elle diminue fortement quand la longueur d'onde augmente de 400 à 575 m μ . Elle est supérieure à 50 % quand cette dernière est inférieure à 550 m μ , mais devient inférieure à 50 % pour les longueurs d'onde plus grandes. La période de latence reste du même ordre de grandeur dans tous les cas (100 à 120 s) et ne diffère pas sensiblement suivant que les Noctuelles sont attirées par l'une ou l'autre lumière.

Lorsque la lumière blanche et une lumière monochromatique agissent simultanément, la plus attractive des deux est donc la lumière colorée si sa longueur d'onde est inférieure à 550 m μ (bleu, vert), et c'est l'inverse si elle est plus grande que 550 m μ (jaune, rouge).

4° Résumé.

Les diverses méthodes d'expérimentation suivies avec *Noctua pronuba* et avec d'autres espèces aboutissent toutes à un résultat commun : les longueurs d'onde qui exercent sur les Noctuides la plus grande photostimulation sont les plus courtes du spectre visible : vert ou bleu, ou le proche ultraviolet (350 à 400 m μ); elles varient suivant l'intensité lumineuse et selon les espèces. La différence est très marquée entre le jaune et le rouge, qui est très peu stimulateur, moins entre le vert et le bleu, le bleu et le proche ultraviolet, et beaucoup moins entre le jaune et le vert, dans le cas de *Noctua pronuba*.

Lorsqu'elles agissent simultanément, la plus dynamogène de toutes est le proche ultraviolet, et, avec deux lumières colorées différentes, celle de plus courte longueur d'onde; comparées à la lumière blanche, avec un éclairement de $1,12 \cdot 10^{-5}$ W/m², la lumière bleue ou verte est plus attractive, la jaune beaucoup moins.

Des réactions du type « compas de lumière » ont été observées lorsque les Noctuelles ont été soumises simultanément à la lumière blanche et à une lumière monochromatique. Ce genre d'orientation, en présence de deux sources, a déjà été signalé chez un Lépidoptère, la femelle du Tortricide *Christoneura fumiferana* (WELLINGTON, 1948).

La plus grande photostimulation exercée sur les Noctuides par certaines longueurs d'onde, en particulier par les plus courtes (vert, bleu et proche ultraviolet), correspond vraisemblablement à la plus grande sensibilité des yeux de ces insectes à ces couleurs. En effet, des

(1) Les temps de latence indiqués ici diffèrent de ceux publiés dans une note précédente (C. DUFAY, 1961) par suite de l'élimination des durées dépassant 240 secondes.

méthodes électrophysiologiques ont montré que cette plus grande sensibilité se situe, chez un papillon de nuit, le Notodontide *Phalera bucephala* L., et chez un Lépidoptère diurne, le Sphingide *Macroglossum stellatarum* L., dans le vert (525 m μ), et, à des niveaux plus bas, dans le proche ultraviolet (365 m μ), puis dans le rouge, avec un déplacement vers les plus courtes longueurs d'onde, en particulier du vert au bleu, quand l'éclairement décroît (HASSELMANN, 1960-1962).

S'il en est bien ainsi, la figure 17 (p. 342) montre que la plus grande sensibilité spectrale de *Noctua pronuba* se situerait dans le proche ultraviolet, puis dans le vert et l'orange, avec un déplacement de l'ultraviolet et du vert au bleu, quand l'éclairement décroît, comme le montrent les valeurs relatives des seuils de réaction (fig. 12, p. 334), et celle de *meticulosa* probablement dans le bleu, le jaune et le proche ultraviolet (fig. 17 et 14, p. 342 et 335).

CHAPITRE V

INFLUENCE DE LA FRÉQUENCE DE LUMIÈRES INTERMITTENTES

Les variations du phototropisme selon la fréquence de lumières intermittentes ont été étudiées chez d'autres insectes, comme les Diptères, tels *Archytas aterrima*, *Eristalis tenax* (DOLLEY, 1920-1921, 1923; MAST et DOLLEY, 1924, 1924-1925, 1925, etc.), bien plus souvent que chez les Lépidoptères. Parmi eux le Rhopalocère *Nymphalis antiopa* L. (espèce diurne) est le seul qui a été expérimenté avec diverses fréquences de modulation de la lumière (DOLLEY, 1917) : ce papillon se déplace dans une lumière dont la fréquence de battement est de 10 ou de 16 cycles par seconde, plus vite que dans une lumière continue.

Avant de rechercher l'influence que peut exercer sur les réactions phototropiques des Noctuides la fréquence de lumières intermittentes, il est nécessaire de vérifier si le comportement photocinétique diffère ou non, suivant que la source de lumière blanche utilisée est alimentée en courant continu ou en courant alternatif à 50 cycles par seconde.

1° Comparaison de l'action d'une source alimentée en courant continu ou en courant alternatif (50 c/s).

La méthode d'expérimentation suivie est celle des deux faisceaux identiques, perpendiculaires l'un à l'autre, comme dans l'étude de l'action simultanée de deux lumières monochromatiques différentes. La lampe de 6 volts émettant l'un des faisceaux est branchée sur une batterie, alors que l'autre l'est, par l'intermédiaire d'un transformateur, sur le courant alternatif à 50 cycles par seconde. Les deux éclairagements produits sont rendus égaux, au besoin, par l'interposition de gélatines « neutres » devant l'une des sources. L'identité approximative des deux éclairagements est soigneusement vérifiée à l'aide d'une cellule photo-électrique avant, pendant et après chaque série de tests. Une faible différence d'intensité suffirait en effet pour fausser la comparaison désirée. Tous deux sont évalués à 2 lux.

Deux espèces ont été éprouvées : *Scotia ipsilon* Hfn. ♂, et *Noctua pronuba*. Avec la première, les faisceaux de lumière blanche traversent la cage horizontalement au milieu de sa hauteur.

50 tests ont ainsi été réalisés en lumière diffusée avec *Scotia ipsilon*

Hfn. ♂. Au cours de 43 expériences, cette Noctuelle a volé vers l'une des deux lumières, dans 18 vers celle alimentée en courant alternatif (soit dans 42 % des réponses positives), et dans 25 vers celle branchée sur la batterie (58 %). Les temps de latence moyens correspondants sont de 120 s (± 33 s) pour la lumière en courant alternatif, et 121 s (± 20 s) pour celle en courant continu.

Dans les expériences avec *Noctua pronuba*, les faisceaux lumineux affleurent le plancher de la cage, et les insectes sont placés devant l'intersection des deux. Leur comportement est alors semblable à celui qui est observé en présence de deux faisceaux de lumière perpendiculaires l'un à l'autre, et qui a été déjà décrit. Mais un nombre à peu près égal de Noctuelles se dirige vers l'une ou l'autre des deux sources : 15 papillons vont vers celle alimentée en courant continu (52 %) et 13 vers l'autre (48 %), après 35 tests. La moyenne de leur temps de latence et de déplacement est la même : 54 s (± 26 s) pour les premiers, 53 s (± 17 s) pour les seconds.

Les deux proportions sont donc très voisines pour les deux espèces, et les périodes de latence moyennes sont égales quand les Noctuelles sont attirées par l'une ou l'autre lumière (tableau XXI).

TABLEAU XXI. — COURANT CONTINU ET COURANT ALTERNATIF

	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES NON PHOTO- TAXIQUES	POURCENTAGE DES PAPILLONS ATTIRÉS PAR LA LUMIÈRE EN COURANT CONTINU	TEMPS DE LATENCE MOYEN VERS LA LUMIÈRE	
				En courant continu	En courant à 50 c/s
<i>Scotia ipsilon</i>	50	7	58 %	121 $\pm$ 20 s.	120 $\pm$ 33 s.
<i>Noctua pronuba</i> ...	35	7	52 %	54 $\pm$ 26 s.	53 $\pm$ 17 s.

Deux sources de lumière blanche, dont l'une est alimentée en courant continu, et l'autre en courant alternatif à 50 cycles par seconde, exercent donc la même stimulation lorsqu'elles agissent simultanément. Les réactions de ces insectes semblent donc indépendantes des fluctuations de lumière à la période de 50 cycles par seconde, introduites par l'alimentation en courant alternatif.

Dans l'étude suivante, les sources de lumière seront donc toujours branchées sur le courant alternatif à 50 c/s.

Une première méthode d'expérimentation, qui consiste à soumettre les Noctuelles à un seul faisceau de lumière modulée, de fréquence chaque fois différente d'une série de tests à une autre, conduit à déterminer comment varient, suivant celle-ci, les réactions des insectes éprouvés. Une seconde, avec deux lumières, permet de comparer l'action exercée simultanément par une lumière continue et une lumière intermittente.

**2° Action de la fréquence
d'une seule lumière intermittente.**

1° Méthode d'expérimentation. — Le faisceau lumineux traverse horizontalement la cage d'expérience par ses parois vitrées, à mi-hauteur. Des disques tournant devant la lampe masquent et découvrent la lumière alternativement, de façon à obtenir une lumière intermittente de fréquence choisie. Ils sont fixés sur une poulie entraînée elle-même par un petit moteur électrique tournant à 50 tours par minute. Les diverses fréquences sont obtenues grâce à un jeu de disques de carton présentant chacun un nombre différent de secteurs transparents d'ouverture égale à celle des secteurs opaques qui les séparent. Ainsi, avec huit disques comportant 1, 2, 3, 4, 6, 8, 12 ou 16 encoches toutes égales, et de même ouverture que les intervalles qui restent entre elles, il est possible de faire varier la fréquence de 0,8 à 13,33 cycles par seconde, sans modifier l'éclairement moyen réalisé chaque fois. Celui-ci est évalué à 0,25 lux dans le faisceau, soit environ $7 \cdot 10^{-4}$ lux à l'endroit où sont placées les Noctuelles. Un coffrage étanche à la lumière recouvre le tout, moteur électrique et disques, disposé de telle manière que ces derniers tournent entre la lampe et le miroir concave du projecteur.

20 individus de *Noctua pronuba* sont éprouvés successivement avec la même fréquence. Le taux de réaction et la moyenne des périodes de latence sont calculés, pour chaque fréquence expérimentée, après une ou deux séries de 20 tests.

2° Résultats (tableau XXII). — Les fréquences employées sont de 0,8, 1,66, 2,5, 3,33, 5, 6,66, 10 et 13,33 cycles par seconde.

TABLEAU XXII. — RÉACTIONS DE *Noctua pronuba*
A DIVERSES FRÉQUENCES DE LUMIÈRE MODULÉE

FRÉQUENCE (PAR S.)	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉAC- TION (%)	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE (%)	TEMPS DE LATENCE MOYEN (s.)	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE (s.)
0,8 c/s	20	15	75	54-90	96	78-114
1,66	32	12	37,5	25-53	136	92-180
2,5	20	8	40	22-61	147	121-173
3,33	20	9	45	25-65	141	116-166
5,	40	24	60	46-73	80	58-102
6,66	40	22	55	42-69	93	70-116
10	39	30	77	64-88	80	64- 96
13,33	39	27	69	55-81	88	59-117
Continue.	41	30	73	58-81	82	70- 94

Lorsque la fréquence est plus basse, voisine de 0,8 c/s (soit une durée d'illumination de l'ordre de 0,6 s chacune), la lumière intermittente provoque autant de réactions phototropiques positives (75 %), avec une période de latence analogue (96 s), qu'une lumière continue de même intensité moyenne. Quand elle s'élève à 1,66 et jusqu'à 3,33 c/s (durées de chaque illumination de 0,3 à 0,15 s), la proportion des insectes stimulés diminue à moins de 50 %; elle passe par un minimum pour une fréquence de 1,66 c/s (37 %). Corrélativement, leur temps de latence s'allonge et passe par un maximum (147 s), pour 2,5 c/s (durée de chaque illumination : 0,2 s). L'examen des intervalles de confiance (niveau de probabilité de 90 %) des taux de réaction et

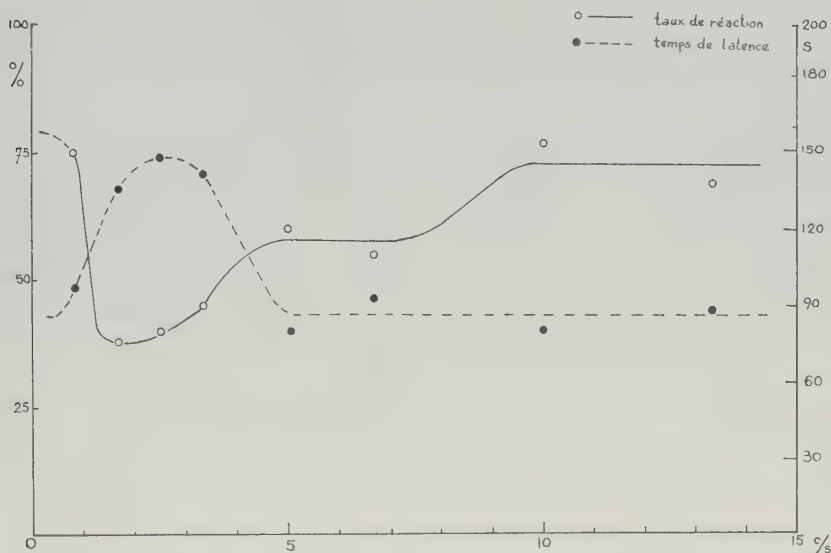


FIG. 18. — Variations du taux de réaction et de la période de latence de *Noctua pronuba* (en ordonnées) en fonction de la fréquence d'une lumière intermittente (en abscisses, cycles par seconde).

des temps de latence montre que la baisse des premiers et, surtout, l'allongement des seconds sont liés aux changements de fréquence. Si cette dernière devient plus grande (5 à 10 c/s, soit des illuminations de 0,1 à 0,05 s chacune), le pourcentage des réponses positives reste proche de 50 %, mais la période de latence redevient du même ordre de grandeur que pour les plus basses (environ 90 s). Avec 10 c/s ou plus (durées d'illumination inférieures ou égales à 0,05 s chacune), la majorité des Noctuelles vole de nouveau vers la source de lumière (environ 70 %) et leur temps de latence reste voisin de 80 s, comme avec une lumière continue de même intensité moyenne.

La figure 18, établie après 250 expériences, représente cette variation du comportement de *Noctua pronuba* quand il est soumis à des lumières intermittentes.

Lorsque leur fréquence est comprise entre 0,8 et 10 c/s, c'est-à-dire quand les durées de chacune de leurs illuminations sont comprises entre 0,3 et 0,05 s, celles-ci sont donc bien moins attractives (plus faible taux de réaction et temps de latence plus long) qu'une lumière continue de même intensité moyenne, bien que l'intensité de chacun des éclairs lumineux soit le double de celle de cette dernière.

Avec des fréquences inférieures ou égales à 0,8 c/s, et supérieures ou égales à 10 c/s (durées d'illumination supérieures ou égales à 0,6 s, et inférieures ou égales à 0,05 s), elles exercent la même stimulation que la lumière continue.

3° Action simultanée d'une lumière intermittente et d'une lumière continue.

La méthode suivie est celle des deux faisceaux de lumière parallèle, perpendiculaires l'un à l'autre. Le dispositif modulant la lumière est alors placé devant la source de l'un des deux. Sur le trajet du faisceau de lumière continue est interposé un filtre neutre dont la densité est choisie de manière à ramener l'éclairement constant à la valeur moyenne de l'éclairement produit par la lumière intermittente (soit 0,25 lux dans le faisceau, et $7 \cdot 10^{-4}$ lux à l'endroit, sous l'intersection des deux, où sont placées les Noctuelles).

Le comportement photocinétique de deux Noctuides : *Noctua pronuba* et *Phlogophora meticulosa* a été ainsi examiné, en présence d'une lumière modulée et d'une lumière continue. J'ai comparé à celle-ci quatre fréquences différentes : 5, 6,66, 10 et 13,33 c/s (tableau XXIII).

Avec une lumière intermittente de 5 c/s, deux individus sur trois de *Phlogophora meticulosa* vont voler dans le faisceau de lumière

TABLEAU XXIII. — ACTION SIMULTANÉE
D'UNE LUMIÈRE CONTINUE ET D'UNE INTERMITTENTE

	FRÉQUENCE DE LA LUMIÈRE INTER- MITTENTE	NOMBRE D'INSECTES PHOTO- TAXIQUES	POURCENTAGE DES INDIVIDUS ATTIRÉS PAR LA LUMIÈRE INTER- MITTENTE	TEMPS DE LATENCE MOYEN	
				Vers la lumière inter- mittente	Vers la lumière continue
<i>N. pronuba.</i>	6,66	17	12,5	71	62 ± 28
	10	18	33	36 ± 25	55 ± 15
	13,33	12	50	59 ± 36	52 ± 12
<i>P. meticulosa.</i>	5	18	33	126 ± 20	118 ± 27
	6,66	17	15	140	138 ± 32
	10	16	50	133 ± 24	136 ± 47
	13,33	16	56	117 ± 37	120 ± 48

continue (donc 66 % des papillons photostimulés). Le temps de latence est sensiblement le même quand les papillons sont attirés par l'une ou par l'autre des deux lumières (126 ± 20 s et 118 ± 27 s).

Si la fréquence est de 6,66 c/s, la quasi-totalité des réponses positives a lieu vers la lumière continue (près de 90 %), aussi bien avec *N. pronuba* qu'avec *P. meticulosa*. Les périodes de latence ne diffèrent pas sensiblement, suivant que ces insectes se dirigent vers la lumière continue ou l'alternative (*pronuba* : 62 et 71 s; *meticulosa* : 138 et 140 s).

Avec une fréquence de 10 c/s (*meticulosa*) ou de 13,33 c/s (*pronuba*), à peu près autant de papillons ont des réactions positives vers l'une ou vers l'autre des deux lumières, ou indifféremment vers les deux successivement. Les temps de latence moyens des deux Noctuelles sont alors à peu près les mêmes, quelle que soit la source attractive.

Lorsqu'une lumière intermittente et une lumière continue de même intensité moyenne agissent simultanément, la plus attractive des deux est donc la lumière continue, si la fréquence de l'autre est inférieure à 10 c/s (*meticulosa*) ou à 13 c/s (*pronuba*) (soit pour des durées d'illumination supérieures ou égales à 0,05 s et 0,0375 s chacune). Avec des fréquences supérieures ou égales à 10 c/s ou 13,33 c/s, les deux lumières provoquent autant de réactions phototaxiques positives l'une que l'autre, après un temps de latence peu différent. Elles exercent donc une photostimulation analogue.

4° Conclusions.

Les deux séries d'expériences aboutissent donc à un résultat commun : par rapport à une lumière continue, une lumière intermittente de même intensité moyenne provoque une plus faible stimulation de ces insectes, si sa fréquence est comprise entre 0,8 et 10 ou 13,33 c/s. La photostimulation passe par un minimum (taux de réaction le plus bas et temps de latence le plus long) avec une fréquence comprise entre 0,8 et 5 c/s. Elle devient la même que celle exercée par une lumière continue (de même intensité moyenne) lorsque la fréquence augmente à 10 c/s (*P. meticulosa*) ou à 13,33 c/s (*N. pronuba*) et quand elle diminue en dessous de 0,8 c/s.

C'est l'inverse de ce qui a été constaté avec d'autres insectes, comme le Diptère *Archytas aterrima*, sur lequel une lumière intermittente exerce une plus grande stimulation que celle d'une lumière continue, si sa fréquence est comprise entre 5 et 50 c/s (DOLLEY, 1920-1921, 1923; MAST et DOLLEY, 1924, 1924-1925) ou avec un Lépidoptère diurne, *Vanessa antiopa* (DOLLEY, 1917).

Si, comme cela paraît probable, la même stimulation est provoquée par une lumière continue et une intermittente, quand les éclairs lumi-

neux de celle-ci ne sont plus perçus séparément, la fréquence de fusion dans l'œil de ces Noctuelles serait basse, de l'ordre de 10 à 15 c/s. Elle serait alors plus faible que celle déterminée par des méthodes électrophysiologiques dans les yeux d'autres insectes vivant dans une obscurité relative (blattes, grillons, certains Coléoptères) où elle est de l'ordre de 20 à 30 c/s, alors qu'elle est beaucoup plus élevée chez les insectes diurnes (environ 300 c/s) (AUTRUM, 1958). Elle peut aussi varier selon le degré d'adaptation à l'obscurité, ce qui a été observé, par les mêmes méthodes électrophysiologiques, dans l'œil composé du Diptère *Calliphora erythrocephala* (AUTRUM et HOFFMANN, 1960).

CHAPITRE VI

RECHERCHE D'UNE ACTION DE LA LUMIÈRE POLARISÉE

L'influence de la lumière polarisée sur l'orientation des insectes et d'autres animaux a fait l'objet de nombreuses recherches depuis quelques années, mais elles concernent d'autres groupes que les Lépidoptères, dont la sensibilité à la lumière polarisée a été très peu étudiée. En particulier, aucun travail ne semble avoir été consacré sur ce sujet aux papillons de nuit, ni surtout aux Noctuides. Mais KALMUS (1958) a expérimenté divers insectes, parmi lesquels des « moths » (sans autre précision : microlépidoptères ou papillons de nuit, pouvant être des Noctuides); il a observé les mêmes mouvements en faisant tourner au-dessus d'eux un polaroïd ou une bande opaque, lorsqu'ils sont placés sur une surface noire.

1° Action d'une seule source de lumière.

Des expériences, pratiquées d'abord avec un seul faisceau parallèle de lumière blanche, ont permis de rechercher si la polarisation de la lumière exerce une influence sur les réactions phototropiques des Noctuides. La méthode consiste à les soumettre dans une première série de tests à une lumière blanche non polarisée, puis, dans une seconde, à une lumière polarisée vibrant horizontalement, et de même intensité, enfin, dans une troisième, à une lumière polarisée vibrant verticalement. La comparaison des résultats, caractérisés par le taux de réaction et le temps de latence moyen établis après chacune de ces séries d'expériences, permet de voir s'il existe ou non des différences entre les photostimulations exercées séparément par ces trois lumières.

La polarisation est obtenue en plaçant une lame de polaroïd devant le dispositif de projection, dans l'orientation voulue pour provoquer une lumière polarisée vibrant soit verticalement, soit horizontalement. Un filtre neutre est interposé dans le faisceau quand celui-ci n'est pas polarisé, pour ramener son intensité à celle de la lumière polarisée. L'éclairement produit, dans tous les cas, à l'endroit où sont déposées les Noctuelles, sous le faisceau, est d'environ $16 \cdot 10^{-4}$ lux.

Le comportement photocinétique de deux espèces : *Noctua pronuba* et *Noctua fimbriata* Schreb. est ainsi observé. Le plus souvent elles s'envolent directement vers la plage lumineuse formée sur le grillage de la cage d'expérience, après une période de latence qui est chaque fois chronométrée.

Les résultats de 140 tests faits avec *N. pronuba*, et d'environ 75 avec *N. fimbriata*, sont portés dans le tableau XXIV, avec les intervalles de confiance des taux de réaction et des temps de latence, à un niveau de probabilité de 90 %.

TABLEAU XXIV. — RECHERCHE D'UNE ACTION DE LA LUMIÈRE POLARISÉE

	NATURE DE LA LUMIÈRE	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'IN- SECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE MOYEN	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
<i>Noctua pronuba.</i>	Blanche non pola- risée	70	58	83 %	74-90 %	98 s.	82-114 s.
	Polarisée vibrant horizontalement.	45	31	69	56-81	98	79-117
	Polarisée vibrant verticalement ..	25	19	76	58-89	92	70-114
<i>Noctua fimbriata.</i>	Blanche non pola- risée	25	20	80	62-92	102	71-133
	Polarisée vibrant horizontalement.	24	17	71	53-85	120	91-149
	Polarisée vibrant verticalement ..	24	16	66	48-81	106	75-137

Comme le montre l'examen des intervalles de confiance, les petites différences des taux de réaction et des périodes de latence obtenus, ne sont pas significatives d'une liaison avec la polarisation, dans le cas des deux espèces. Le pourcentage des réponses positives et le temps de latence moyen ne diffèrent donc pas suivant que les Noctuelles sont stimulées par la lumière polarisée vibrant verticalement, ou celle vibrant horizontalement, ou par une lumière non polarisée de même intensité.

Ces résultats montrent donc que la polarisation de la lumière, à intensité égale, ne provoque aucun changement dans les réactions phototaxiques de ces insectes, et que la photostimulation exercée sur eux par le faisceau lumineux ne varie pas suivant la direction de vibration de la lumière polarisée.

De plus, aucune relation n'a été remarquée entre la direction du plan de polarisation et l'orientation de ces Lépidoptères, soit au cours de leur vol, soit lorsqu'ils se posent sur la plage lumineuse contre la paroi de la cage d'expérience.

2° Action simultanée de deux lumières polarisées vibrant dans des plans perpendiculaires.

La méthode suivie est celle des deux faisceaux parallèles de lumière blanche, perpendiculaires l'un à l'autre, et se croisant au centre de la cage dont ils affleurent le plancher. Ils sont tous deux identiques et ne diffèrent que par la direction de vibration de la lumière polarisée. Une lame de polaroid est placée devant chaque dispositif de projection et chacune est orientée de manière telle que les deux plans de vibration soient l'un vertical, l'autre horizontal. L'identité des éclairagements produits est soigneusement vérifiée avant les expériences et souvent au cours d'une même série. Au besoin, un filtre « neutre » est interposé dans l'un des deux faisceaux à cet effet. Ils sont évalués à 0,56 lux.

Les Noctuelles sont placées devant leur intersection et sont donc soumises à une lumière directe (et non diffusée comme dans les expériences précédentes). Le plus souvent elles se mettent en mouvement, après un temps de latence de durée variable, vers l'une ou l'autre des deux sources de lumière, et volent sur l'une des deux plages lumineuses contre les parois de la cage, du côté des sources. Quelquefois elles vont successivement sur les deux, c'est alors le premier faisceau dans lequel elles se sont dirigées qui est noté.

Des individus des deux mêmes espèces : *Noctua pronuba* et *N. fimbriata* ont ainsi été éprouvés (tableau XXV) (1). Avec la première, 180 expériences environ ont été réalisées, et 60 environ avec la seconde. Mais il n'y en a eu que 110 où *N. pronuba* a eu des réactions phototropiques positives (soit un taux de réaction de 60 %), et 46 avec *N. fimbriata* (76 %). Les nombres des tests au cours desquels les insectes ont été attirés par chacune des deux lumières sont très voisins. D'autre part, dans le cas des deux espèces, le temps de latence

TABLEAU XXV. — ACTION SIMULTANÉE
DE DEUX LUMIÈRES POLARISÉES VIBRANT DANS DES PLANS PERPENDICULAIRES

		VIBRATION	
		Horizontale	Verticale
<i>N. pronuba.</i>	{ Nombre de tests et %	53 (48 %)	57 (52 %)
	{ Temps de latence moyen	96±16 s.	87±15 s.
<i>N. fimbriata.</i>	{ Nombre de tests et %	22 (48 %)	24 (52 %)
	{ Temps de latence moyen	145±32 s.	144±33 s.

(1) Les durées des périodes de latence qui y sont portées diffèrent quelque peu de celles données dans une publication antérieure (C. DUFAY, 1962) par suite de l'élimination de celles supérieures à 240 secondes.

moyen est sensiblement le même, quelle que soit la source attractive. La stimulation exercée simultanément par la lumière vibrant verticalement, et par celle vibrant horizontalement, ne diffère donc pas.

Comme précédemment, aucune orientation particulière, par rapport au plan de polarisation, n'a été observée sur ces Noctuides.

3° Conclusion.

L'ensemble de tous les résultats concorde d'une méthode à l'autre. Il montre nettement que la direction du plan de polarisation de la lumière n'a aucune influence sur les réactions phototaxiques de ces Noctuelles, qui ne semblent pas présenter une orientation liée à sa direction. Cette conclusion, négative, peut être rapprochée de celle déjà obtenue sur le Criquet migrateur (P. CASSIER, 1960).

Mais cela ne signifie pas forcément que ces insectes seraient insensibles à la lumière polarisée. D'autres méthodes d'expérimentation seraient sans doute nécessaires afin de le vérifier, car celles suivies ici ne permettent peut-être pas de le démontrer.

De toute façon, la polarisation de la lumière n'intervient pas dans le phototropisme de ces Noctuides, puisque la stimulation exercée par la lumière, qu'elle soit polarisée ou non, est la même.

CHAPITRE VII

RELATIONS ENTRE LE PHOTOTROPISME ET LES PHOTOPÉRIODES

Il existe, chez les Lépidoptères nocturnes, une relation évidente entre le phototropisme et les photopériodes, puisque le premier ne peut se produire normalement que dans l'obscurité, ces insectes étant inhibés par la lumière du jour. On a vu que la réaction phototropique dépend de la durée d'un séjour préalable à l'obscurité, du fait de l'adaptation des yeux à l'obscurité par le processus des migrations du pigment dans les ommatidies. Une liaison existe peut-être aussi entre le rythme d'activité de ces insectes et leur phototaxie, les mêmes espèces de papillons de nuit étant attirées par les sources de lumière aux mêmes heures ou aux mêmes périodes dans la nuit.

Ce problème, étudié chez d'autres insectes, ne semble pas avoir été abordé chez les Lépidoptères nocturnes. Afin de préciser les relations existant entre les photopériodes et les réactions tropistiques des Noctuides, j'ai recherché par diverses méthodes quelle est l'action des premières sur les secondes. Mais il convient, auparavant, d'examiner la liaison entre la photopériode et le rythme d'activité.

1° Relation entre le rythme d'activité et la photopériode.

Normalement, pendant la journée, la plupart des Noctuides restent au repos, à l'abri de la lumière; ils deviennent actifs dès la tombée de la nuit. En laboratoire, ils demeurent immobiles dans les cages exposées à la lumière, et ne s'agitent, ne volent ou ne s'alimentent que dans l'obscurité. Si, à un moment quelconque de la journée, celle-ci est réalisée artificiellement, ces insectes commencent à remuer après un temps plus ou moins long et volent dans les cages, et vont alors sur les coupelles de miel ou d'eau. Le rythme d'activité est donc conditionné par les facteurs externes, principalement par la lumière environnante.

En modifiant en laboratoire l'alternance naturelle des périodes d'obscurité et de lumière, il est en effet possible de changer le rythme d'activité normal des Noctuides. Dans ce but, la cage qui les contient est mise, la nuit, entre quatre lampes à incandescence; chacune est

placée à 1,50 m devant l'un de ses côtés. Une cinquième lampe se trouve à peu près à 1 m au-dessus du centre de la cage, où il ne subsiste, de la sorte, que très peu d'ombre. La lumière obtenue est évidemment différente de la lumière du jour, et l'éclairement réalisé lui est probablement inférieur. Mais l'effet sur ces insectes est cependant analogue, puisque les papillons restent alors au repos comme sous la lumière du jour. Pendant toute l'expérience, la température dans la cage reste voisine de 20° C et le degré hygrométrique oscille entre 56 et 64 %. Les individus de *Noctua pronuba* ont été placés à l'obscurité tous les jours, de 10 à 21 h, et éclairés ainsi toutes les nuits de 21 h, jusqu'à 10 h du matin suivant. L'inversion du rythme nycthémeral est réalisée de cette façon pendant 8 jours de suite.

Au cours de la première phase d'obscurité, entre 10 et 21 h, les Noctuelles sembleraient rester au repos. Pendant la période suivante de lumière, de 21 h à 10 h du matin, elles demeurent immobiles et ne se nourrissent pas. Mais pendant celle d'obscurité qui suit immédiatement, donc dans la journée entre 10 et 21 h, elles volent et s'alimentent. Il en est de même tout au long des jours suivants, tant que l'expérience se poursuit : les *Noctua* sont inactifs lorsqu'ils sont éclairés, ils volent et prennent de la nourriture seulement quand ils ne sont plus exposés à la lumière, quel que soit le moment de la journée. En effet, à chaque instant où ils ont été examinés dans l'obscurité (à la lueur d'une faible lumière rouge), quelques Noctuelles ont toujours été trouvées (une, deux ou trois en même temps) sur la coupelle de miel, mais jamais quand ils ont été observés en pleine lumière.

L'inversion du rythme nycthémeral aboutit donc, après les premières 24 heures, au renversement du rythme d'activité de ces insectes, renversement qui se maintient tant que dure celui de la photopériode.

2° Etude de l'influence de la photopériode sur les réactions à la lumière.

Le rythme de la photopériode, qui conditionne, comme on vient de le voir, l'activité des Noctuides, peut avoir une influence sur leurs réactions tropistiques, en particulier sur leur phototropisme. La recherche de cette action éventuelle a été poursuivie sur *Noctua pronuba* et *Phlogophora meticulosa*. Deux méthodes peuvent être suivies : la modification du rythme des photopériodes, ou leur suppression par le maintien permanent des insectes sous la lumière, ou dans l'obscurité.

Dans toutes ces expériences, les Noctuides sont soumis, tout de suite après une phase d'obscurité, à un faisceau parallèle de lumière blanche continue, non polarisée; l'éclairement est d'environ $5,7 \cdot 10^{-3}$ lux à l'endroit où sont déposés les Lépidoptères qui ne reçoivent que la lumière diffusée.

A. — MODIFICATIONS DE LA PHOTOPÉRIODE

1° **Inversion du rythme nycthémeral normal.** — L'alternance naturelle des périodes de lumière et d'obscurité est inversée pendant 3 jours successifs, de la même manière que précédemment. Les Noctuelles séjournent sous la lumière de 21 h à 11 h du matin, et dans l'obscurité de 11 h à 21 h. Les tests sont ensuite réalisés à l'issue d'une dernière phase dans le noir de 5 h (11 à 16 h), pour que les papillons éprouvés soient dans des conditions d'adaptation à l'obscurité identiques à celles de toutes les autres expériences.

Avec *Noctua pronuba*, le pourcentage des réponses positives est alors assez élevé, voisin de 75 %, et le temps de latence moyen est de 113 s. Avec *Phlogophora meticulosa*, tous les individus testés sont stimulés par la lumière, et leur période de latence moyenne est de 90 s (tableau XXVI).

Après un rythme nycthémeral normal, c'est-à-dire après une photopériode s'écoulant entre 4 et 20 h, le même stimulus lumineux suscite, dans des conditions semblables, un taux de réaction de 90 % environ sur *P. meticulosa*, et de 80 % sur *N. pronuba*; les temps de latence correspondants sont respectivement 116 et 98 s.

L'examen des intervalles de confiance (tableau XXVI) montre que ces petites différences des taux de réaction et des périodes de latence moyennes ne sont probablement pas liées à l'inversion de la photopériode.

L'inversion du rythme nycthémeral normal ne change donc pas sensiblement les réactions phototropiques de ces Noctuides.

TABLEAU XXVI. — MODIFICATIONS DE LA PHOTOPÉRIODE

	PHOTO-PÉRIODE	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE DE TESTS POSITIFS	TAUX DE RÉACTION	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE	LIMITES DE L'INTERVALLE DE CONFIANCE
<i>pronuba.</i>	Normale.	25	20	80 %	62- 92 %	98 s.	66-130 s.
	Inversée.	25	19	76 %	58- 89 %	113 s.	89-137 s.
	Rythme accéléré.	44	11	25 %	15- 39 %	121 s.	100-142 s.
<i>meticulosa.</i>	Normale.	26	24	92 %	77- 98 %	116 s.	99-133 s.
	Inversée.	15	15	100 %	82-100 %	94 s.	62-126 s.
	Rythme accéléré.	20	16	80 %	53- 93 %	141 s.	124-158 s.

2° **Rythme plus rapide des photopériodes.** — a) L'alternance normale de la lumière et de l'obscurité est d'abord inversée, puis chaque phase

est réduite à une durée de 4 ou de 6 h, de telle sorte qu'il y ait en 24 h deux périodes de lumière et deux d'obscurité, à peu près égales et alternées. 20 individus de *P. meticulousa* sont ainsi exposés à la lumière de 4 à 11 h, puis de 20 à 1 h 30 mn, et ensuite de 5 h 30 mn à 11 h. Leurs réactions sont étudiées à l'issue d'une dernière phase d'obscurité de 5 h (11 à 16 h).

80 % des papillons ayant été soumis à ce rythme volent vers la source de lumière, après un temps de latence de 141 s. Cette modification de la photopériode n'affecte donc guère la stimulation exercée par la même lumière sur ce Noctuide; les intervalles de confiance (niveau de probabilité de 90 %) montrent en effet que ces variations du pourcentage des réponses positives et du temps de latence moyen ne paraissent pas liées au rythme de l'alternance de la lumière et de l'obscurité (tableau XXVI).

b) Une seconde série de tests a été faite avec *N. pronuba*, et après un rythme un peu différent des photopériodes : pendant 96 h successives, les Noctuelles séjournent à l'obscurité de 0 à 4 h, et de 10 à 20 h, et sont exposées à la lumière de 4 à 10 h et de 20 à 24 h. Une phase de 10 h dans le noir est donc suivie chaque fois d'une période de 4 h de lumière, puis de 4 h d'obscurité, et de nouveau de 6 h de lumière.

Sur 44 papillons éprouvés, 11 seulement (25 %) sont alors photostimulés, leur temps de latence moyen est de 121 s. La baisse du taux de réaction peut être significative, mais pas l'allongement de la période de latence (tableau XXVI).

Ces résultats ne sont pas entièrement concordants pour les deux espèces. Mais la diminution du nombre des *N. pronuba* attirés par la lumière peut provenir d'un facteur incontrôlé, étranger à la multiplication des photopériodes dans les 24 heures (par exemple du vieillissement des Lépidoptères maintenus en cage, qui a tendance à atténuer leurs réactions).

Une seule des quatre caractéristiques — taux de réaction de *N. pronuba* — est donc changée de manière importante, mais non les trois autres (pourcentage des réponses positives de *P. meticulousa* et périodes de latence moyennes des deux Noctuides). Il paraît donc plus probable que la décomposition de la photopériode normale en phases plus brèves n'a pas d'action sur le phototropisme de ces insectes.

3° **Résumé.** — Les modifications de l'alternance naturelle de la lumière et de l'obscurité, soit par inversion, soit par accélération de son rythme, ne semblent pas faire varier sensiblement les réactions à la lumière. En particulier, l'inversion du rythme nyctéméral normal n'exerce aucune influence.

B. — SUPPRESSION DE LA PHOTOPÉRIODE

1° **Par maintien permanent dans l'obscurité.** — La recherche de la durée d'adaptation à l'obscurité la plus favorable (c'est-à-dire amenant au plus grand nombre de réponses positives après le temps de latence le plus bref) a montré comment varient les réactions phototropiques de *N. pronuba* suivant la longueur du séjour préalable dans le noir (fig. 8, p. 317). Quand celle-ci est comprise entre 12 et 24 h, elle est supérieure à la phase d'obscurité normale, et si elle atteint ou dépasse 24 h, la photopériode naturelle est supprimée. Les résultats de ces expériences, faites avec un éclaircissement 350 fois plus grand que dans tous les tests précédents (0,2 lux au lieu de $5,7 \cdot 10^{-3}$ lux), peuvent être rapprochés de ceux obtenus en maintenant les Noctuelles plus longtemps dans le noir.

Après 15 h d'obscurité (mais sans possibilité d'alimentation), 70 % des individus de *Noctua pronuba* réagissaient à la lumière, avec une période de latence moyenne de 144 s; après 24 h, encore 70 %, mais après un temps de latence plus long : 209 s; après 40 h, seulement 41 %, avec une latence de 194 s.

Pour étudier l'effet de la suppression de la photopériode pendant plus longtemps, les papillons des deux espèces sont laissés dans l'obscurité à peu près complète 100 heures de suite, dans les cages d'élevage. Du miel leur permet alors de s'alimenter. La température reste voisine de 18° C. En vue des expériences, les Noctuelles sont isolées 5 heures avant celles-ci (une faible lumière rouge sert d'éclairage à ce moment).

20 individus de *P. meticulosa* ont été ensuite soumis au stimulus lumineux ($5,7 \cdot 10^{-3}$ lux), dans les conditions habituelles, et 50 tests ont été réalisés de la même manière avec *N. pronuba* (tableau XXVII).

Le pourcentage des réponses positives de *N. pronuba* est très abaissé après 100 h passées dans le noir : environ 18 %. Sa période de latence moyenne reste semblable à celle obtenue après 24 h d'obscurité (222 s).

Il en est de même avec *P. meticulosa*, dont le taux de réaction passe de 100 à 50 %, et le temps de latence moyen de 115 à 212 s.

La période de latence des deux Noctuides devient ainsi deux fois plus longue environ, et a sensiblement la même durée; leur taux de réaction diminue, davantage pour *N. pronuba* (80 à 20 % environ).

Le maintien permanent dans l'obscurité, pendant 100 heures, réduit donc d'une manière importante la stimulation par la lumière. Il rend en effet les réactions phototropiques positives bien moins fréquentes, et 2 fois moins rapides. La période de latence moyenne est d'autant moins brève que la durée du séjour dans le noir est plus longue, lorsque celle-ci ne dépasse pas 24 heures; au-delà, le temps de latence ne semble plus s'allonger et resterait constant.

TABLEAU XXVII. — SUPPRESSION DE LA PHOTOPÉRIODE
PAR MAINTIEN DANS L'OBSCURITÉ

	DURÉE DU SÉJOUR DANS L'OBSCURITÉ	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE DE TESTS POSITIFS	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
<i>pronuba</i> .	Témoins.	25	20	80 %	62-92 %	98 s.	66-130 s.
	15 h	20	14	70 %	49-86 %	144 s.	96-192 s.
	24 h	20	14	70 %	49-86 %	209 s.	165-253 s.
	40 h	17	7	41 %	20-64 %	194 s.	137-251 s.
	100 h	49	9	18 %	10-29 %	222 s.	176-268 s.
<i>meticulosa</i> .	Témoins.	26	24	92 %	77-98 %	116 s.	99-133 s.
	100 h	20	10	50 %	30-70 %	212 s.	167-257 s.

2° **Par maintien permanent à la lumière.** — La cage contenant les Noctuelles est exposée au soleil le jour, et, la nuit, est éclairée par cinq lampes à incandescence. Ces insectes restent ainsi à la lumière en permanence pendant près de 100 heures de suite, à une température voisine de 19° C. Après les premières 48 heures, ils ne restent plus au repos d'une manière continue, et ils viennent s'alimenter sur les coupelles de miel en pleine lumière, qu'elle soit naturelle ou artificielle, et à n'importe quel moment de la journée. La faim vainc donc la photo-inhibition.

Comme ces Lépidoptères réagissent peu, ou même pas du tout, au stimulus lumineux lorsqu'ils sont prélevés directement à la lumière, ils sont ensuite placés isolément à l'obscurité totale pendant 5 à 7 h, et éprouvés aussitôt après.

Le taux de réaction des deux Noctuides reste le même ou devient un peu plus élevé après ce séjour de 100 h sous la lumière; le temps de latence moyen paraît assez nettement raccourci, à peu près autant pour chacune des deux espèces (d'un quart avec *pronuba*, d'un tiers avec *meticulosa*) (tableau XXVIII). L'examen des intervalles de confiance montre que la légère hausse de la proportion des réponses positives peut ne pas être significative. Par contre, le raccourcissement de la période de latence l'est probablement pour *meticulosa*, mais non pour *pronuba*.

La suppression de la photopériode par maintien permanent à la lumière semblerait donc accentuer la stimulation : elle tend à abréger le temps de latence et à élever, mais très faiblement, le taux de réaction. Ce résultat ne provient pas d'une augmentation de la température due à l'échauffement provoqué par les lampes, puisque les Noctuelles sont restées, immédiatement avant les tests, 5 à 7 h dans l'obscurité.

TABLEAU XXVIII. — SUPPRESSION DE LA PHOTOPÉRIODE
PAR MAINTIEN A LA LUMIÈRE

		NOMBRE DE TESTS	NOMBRE DE TESTS POSITIFS	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
<i>pronuba.</i>	Photopériode normale.	25	20	80 %	62- 92 %	98 s.	66-130 s.
	100 h lumière.	34	30	88 %	74- 95 %	72 s.	57- 87 s.
<i>meticulosa.</i>	Photopériode normale.	26	24	92 %	77- 98 %	116 s.	99-133 s.
	100 h lumière.	6	6	100 %	58-100 %	77 s.	51-103 s.

C. — CONCLUSIONS

Malgré le nombre quelquefois assez restreint des expériences identiques qui ont été réalisées, ces résultats sont assez concordants.

En effet, les périodes de latence moyennes des deux espèces deviennent très analogues entre elles, après un séjour continu pendant

TABLEAU XXIX. — RELATIONS ENTRE LA PHOTOPÉRIODE
ET LE PHOTOTROPISME

	PHOTOPÉRIODE			OBSCURITÉ PERMANENTE (100 h)	LUMIÈRE PERMANENTE (100 h)
	Normale	Inversée	Décomposée		
<i>pronuba.</i>	80 % 98 s.	76 % 113 s.	25 % 121 s.	18 % 222 s.	88 % 72 s.
<i>meticulosa.</i>	92 % 116 s.	100 % 94 s.	80 % 141 %	50 % 212 s.	100 % 77 s.

100 heures dans l'obscurité ou sous la lumière. A une élévation du taux de réaction correspond un raccourcissement de la période de latence, pour les deux Noctuides (maintien à la lumière), ou inversement, à une baisse du taux de réaction, un allongement du temps de latence (séjour permanent dans l'obscurité).

Comme le montre la figure 19 (où sont tracés les intervalles de confiance établis à un niveau de probabilité de 90 %), l'inversion du rythme nycthémeral naturel ne provoque pas de changement important dans les réactions phototropiques des deux Noctuelles. La décom-

position de la photopériode normale en phases plus brèves d'obscurité et de lumière alternées ne semble pas avoir d'influence marquée.

Mais la suppression des photopériodes modifie nettement la photostimulation. Le maintien permanent à l'obscurité la diminue forte-

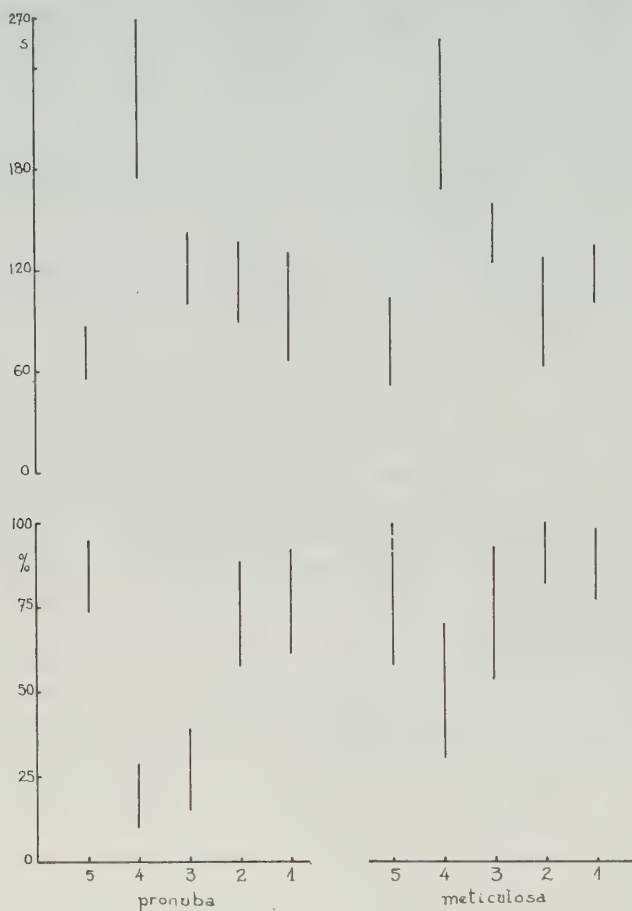


FIG. 19. — Intervalles de confiance des taux de réaction et des périodes de latence de *Noctua pronuba* et de *Phlogophora meticulosa*.

1, après un rythme nycthémeral normal; 2, inversé; 3, décomposé en plusieurs phases d'obscurité et de lumières alternées; 4, après 100 heures de séjour dans l'obscurité; 5, après 100 heures de maintien permanent sous la lumière.

ment, et d'autant plus qu'il est plus long; le séjour continu sous la lumière semble au contraire l'accentuer.

Ainsi, l'alternance de la lumière et de l'obscurité agit sur le phototropisme des Noctuides moins par son rythme que par son existence même. Le rythme d'activité des Noctuides étant conditionné par la photopériode, il est naturel que la disparition de celle-ci entraîne des modifications du comportement phototaxique.

CHAPITRE VIII

RECHERCHE DE DIFFÉRENCES DE COMPORTEMENT PHOTOTROPIQUE ENTRE LES DEUX SEXES

Au cours de chacune des séries de tests identiques, des différences du comportement photocinétique ont été observées d'un individu à un autre, alors que toutes les conditions expérimentales (stimulus lumineux, facteurs ambiants, adaptation à l'obscurité) restaient les mêmes. Cela conduit à définir le taux de réaction. Celui-ci est très exceptionnellement de 100 % et, dans le cas de *Noctua pronuba*, il est fréquemment voisin de 75 %.

Dans les expériences précédentes faites avec *N. pronuba*, *Phlogophora meticulosa* et quelques autres espèces de Noctuides, les individus des deux sexes, le plus souvent, n'ont pas été séparés. La reconnaissance des mâles et des femelles de *N. pronuba* et de la plupart de ces Noctuelles, qui ne présentent entre eux aucun caractère distinctif externe bien apparent, nécessite en effet une manipulation des papillons qui risque de les traumatiser, et, par suite, de modifier leur comportement vis-à-vis de la lumière. Chaque série de tests semblables a donc été réalisée avec une proportion variable de mâles et de femelles. Les différences de ce sex-ratio d'une série à une autre, pourraient être une des causes de la variabilité constatée, si les individus des deux sexes ne réagissent pas d'une façon identique au stimulus lumineux.

Chez quelques Lépidoptères, de telles différences entre mâles et femelles ont été signalées. La femelle du Tortricide *Christoneura fumiferana* Cl. présente ordinairement des réactions phototaxiques négatives, alors que le mâle est au contraire toujours stimulé par la lumière, vers laquelle il vole (WELLINGTON, 1948).

Les sources de lumière attirent une proportion inégale de mâles et de femelles des divers papillons de nuit, la majorité d'entre eux montre un excès considérable de mâles sur les femelles, mais chez certaines espèces, c'est l'inverse (WILLIAMS, 1939-1940). Cela peut provenir du sex-ratio naturel dont dépend directement celui évalué dans les pièges lumineux. Mais lorsque ces derniers produisent des lumières colorées différentes, le pourcentage des mâles et des femelles d'une espèce varie selon la couleur utilisée : ainsi, dans les pièges de lumière bleue, on trouve une proportion de femelles du Tortricide *Laspeyresia pomonella*.

nella (44 %) et de *Platyptilia carduidactyla* (60 %) plus grande que dans ceux de lumière blanche (respectivement 33 et 12,5 %) ou rouge (33 % pour *L. pomonella*) (HERMS et ELLSWORTH, 1934). Un nombre plus grand de mâles que de femelles de divers Pyralidides et Tortricides est stimulé en laboratoire par des lumières colorées (STERMER, 1959).

J'ai donc recherché si les diverses longueurs d'onde exercent une action différente sur les individus des deux sexes d'une même Noctuelle. Cette étude a été poursuivie sur *Scotia ipsilon* Hfn., dont le dimorphisme sexuel secondaire permet de séparer sans aucune manipulation les mâles des femelles (planche I, p. 289).

La méthode d'expérimentation est la même que précédemment. Les résultats obtenus avec des lumières monochromatiques (proche ultraviolet, bleu, vert, jaune et rouge), ainsi qu'avec la lumière blanche, figurent dans le tableau XXX. A côté des taux de réaction et des temps de latence sont inscrites les limites des intervalles de confiance correspondants.

TABLEAU XXX. — RÉACTIONS DES ♂ ET DES ♀ DE *Scotia ipsilon* A DIVERSES LUMIÈRES COLORÉES

		0,365 μ	0,450 μ	0,525 μ	0,575 μ	0,600 μ	0,675 μ	BLANCHE
♂	Taux de réaction.	57 % 37-76 %	80 % 66-90 %	79 % 70-87 %	76 % 63-87 %	55 % 42-71 %	0 %	81 % 61-93 %
	Temps de latence.	114 s. 86-142 s	86 s. 66-106 s.	107 s. 90-124 s.	115 s. 90-140 s.	101 s. 84-118 s.		51 s. 35-67 s.
♀	Taux de réaction.	65 % 44-83 %	75 % 64-87 %	78 % 67-88 %	69 % 55-82 %	53 % 39-68 %	25 % 4-62 %	100 % 77-100 %
	Temps de latence.	109 s. 89-139 s.	93 s. 77-109 s.	87 s. 74-100 s	108 s. 89-127 s.	103 s. 85-121 s.	194 s.	55 s. 39-71 s.

La plupart des femelles de cette Noctuelle, comme les mâles, ont des réactions positives et volent vers la source de lumière. Les variations individuelles du comportement photocinétique sont assez semblables chez les deux sexes. Elles sont analogues à celles observées quand les mâles et les femelles de *N. pronuba* ou d'autres Noctuides, sont mêlés dans une même série de tests identiques. En effet, les papillons ne sont pas tous stimulés, qu'il s'agisse de mâles ou de femelles, et quelle que soit la longueur d'onde utilisée. Le pourcentage des réponses positives ne dépasse guère 80 % (sauf celui des femelles avec la lumière blanche).

Avec toutes les couleurs, du bleu (400 à 500 m μ) à l'orange (600 m μ), le taux de réaction des mâles est un peu plus grand que celui des

femelles, ou en est très peu différent; avec la lumière verte, un nombre plus élevé de tests a été réalisé (60 pour les ♂ et 50 pour les ♀) et les valeurs obtenues sont sensiblement les mêmes (79 et 78 %). Avec le proche ultraviolet (365 m μ) et la lumière blanche, celui des femelles est un peu supérieur à celui des mâles. Mais les intervalles de confiance correspondants montrent que ces petites différences ne sont pas, probablement, dues au sexe des papillons.

Les temps de latence moyens des individus de chaque sexe, soumis à la même longueur d'onde, de 365 à 600 m μ , sont aussi semblables. Exception faite de la lumière verte, ils ne présentent qu'un écart inférieur ou égal à 7 secondes. Pour toutes les lumières colorées, y

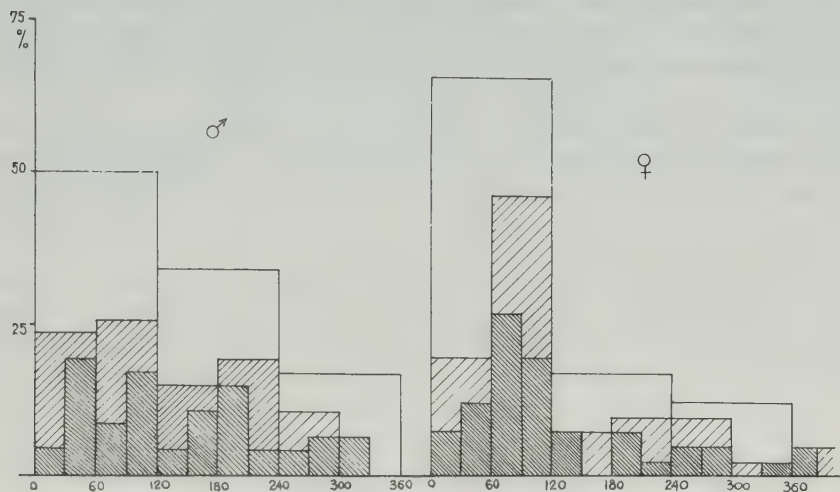


FIG. 20. — Distribution de fréquence, par classes de 30, 60 et 120 s, des périodes de latence, de 47 mâles et 39 femelles de *Scotia ipsilon*, soumis à une lumière verte (0,004 W/m² dans le faisceau).

compris la lumière verte, et pour la lumière blanche, les intervalles de confiance des périodes de latence des mâles coïncident approximativement avec ceux des femelles. La durée de la période de latence moyenne, sous le même stimulus lumineux, ne change donc pas suivant le sexe de ces insectes.

Cependant, le temps de latence ne semble pas varier de la même manière d'un individu à un autre, chez les mâles et chez les femelles. La figure 20 représente les fréquences relatives, par classes de 30, 60 et 120 s, des temps de latence des mâles et des femelles de *Scotia ipsilon* soumis à la lumière verte. Elle met en évidence, chez les femelles, la proportion plus grande que chez les mâles, des durées inférieures à 120 s et surtout comprises entre 60 et 90 s.

Une lumière rouge (600 à 700 m μ) n'a provoqué aucune réaction phototaxique positive des mâles; par contre, deux femelles ont été nettement stimulées par cette longueur d'onde.

Ces résultats montrent que sous le même stimulus lumineux, en lumières blanche et colorées (sauf peut être en rouge), les individus des deux sexes réagissent d'une manière très analogue, le taux de réaction de chaque sexe étant très voisin, et leur temps de latence semblable.

D'autre part, aucune différence dans le comportement phototropique n'a été relevée, sous ces lumières, entre les mâles et les femelles.

Lorsque les séries de tests identiques sont réalisées sur un mélange des deux en proportion indéterminée, et variable d'une suite d'expériences à une autre, le taux de réaction et la moyenne des périodes de latence ne peuvent donc guère changer selon le sex-ratio. Les modifications fortuites de celui-ci ne constituent pas, par conséquent, un facteur de variation important, qui pourrait fausser la comparaison des résultats obtenus avec les divers stimulus lumineux dont l'influence a été examinée.

Le même résultat, négatif, a d'ailleurs été déjà trouvé, après des expériences de laboratoire sur les imago du Pyralidide *Ephestia kuehniella* Zell., dont les réactions à la lumière ne varient guère suivant le sexe (BRANDT, 1934).

Mais les réactions tropistiques de ces insectes, en particulier leur phototropisme, peuvent être influencées par les phénomènes de la reproduction. Celles des femelles pourraient être modifiées après la fécondation ou après l'oviposition. En effet la femelle du Tortricide *Christoneura fumiferana*, gravide, fécondée ou non, serait incapable de voler, mais elle le deviendrait après le début de l'oviposition, qui ne modifie cependant pas sa phototaxie négative (WELLINGTON, 1948). Celle de *Laspeyresia pomonella* est photostimulée dès son émergence, et est phototaxique positive quand elle est vierge ainsi qu'avant l'oviposition (PARROTT et COLLINS, 1934). De même, celle du Pyralidide *Pyrausta nubilalis* est attirée par la lumière lorsqu'elle est gravide (FICHT et HIENTON, 1939).

Avec *Noctua pronuba*, et la plupart des Noctuides étudiés, aucun accouplement n'a été observé en élevage, ni aucune ponte obtenue. Il n'a donc pas été possible de rechercher si les réactions des femelles de ces Lépidoptères diffèrent, et de quelle façon, après la fécondation ou après l'oviposition. Pour cette raison, il paraît probable qu'elles ont été attirées après le dépôt de leurs œufs, par la lumière qui a servi à les capturer. Il est donc possible qu'elles ne soient bien phototaxiques positives qu'après l'oviposition, ou peut-être avant leur accouplement, ou, comme *Christoneura fumiferana*, qu'elles soient incapables de voler tant qu'elles sont gravides. Cela pourrait expliquer la plus faible proportion de femelles trouvée le plus souvent dans les pièges lumineux.

Le même stimulus lumineux provoquerait alors des réactions phototaxiques semblables des individus des deux sexes, quand les femelles n'ont pas été fécondées, ou ont déjà déposé leurs œufs.

CHAPITRE IX

ROLE DES DIVERS ORGANES SENSORIELS DANS LE PHOTOTROPISME

Le rôle que peuvent jouer dans le processus de la photostimulation les divers organes sensoriels ne semble pas avoir été étudié jusqu'à présent chez les imagos des Lépidoptères, nocturnes tout au moins. En particulier, nous n'avons que très peu de connaissances sur la fonction de leurs ocelles latéraux, présents seulement dans certains groupes de Lépidoptères, dont la plupart des Noctuides. Ces ocelles sont en effet très réduits ou nuls chez les papillons de jour, les Géométrides, et sont absents chez les Sphingides.

J'ai d'abord cherché à préciser le rôle des organes photorécepteurs, puis en éliminant complètement ceux-ci, j'ai ensuite recherché si d'autres organes sensoriels interviennent dans le phototropisme, et s'il existe, chez ces insectes, une sensibilité « extra-oculaire » ou dermatoptique à la lumière.

I. — ORGANES PHOTORÉCEPTEURS : YEUX COMPOSÉS ET OCELLES

1° Structure des yeux.

Les yeux composés des Noctuides sont bien développés et présentent une structure histologique analogue à celle de tous les Lépidoptères. Celle-ci a été décrite par JOHNAS (1911), ELTRINGHAM, NOWIKOFF (1931). Elle a fait l'objet de divers travaux, consacrés plus particulièrement aux migrations des pigments dans les ommatidies des papillons nocturnes (COLLINS, 1934-1935; DAY, 1941). TUURALA (1954) décrit quelques types différents de structure histologique parmi les yeux composés de divers Lépidoptères, dont ceux des Noctuides *Plusia gamma* et *Anarta cordigera*. La surface des yeux est ciliée chez les espèces de la sous-famille des *Hadeninae*.

Les ocelles latéraux, présents dans de nombreux groupes, ont une structure variable suivant les familles. Celle-ci a été étudiée par LINK (1909) sur l'Arctiide *Phragmatobia fuliginosa*. La cornée est bien développée et fortement biconvexe, les cellules rétinienne sont en nombre variable, pigmentées ou non, et les rhabdomes, en général, peu distincts.

2° Méthode d'expérimentation.

Afin de rechercher le rôle respectif des yeux composés et des ocelles latéraux, je les ai rendus opaques, séparément, par une application de vernis. Les Noctuides sont ensuite soumis au même stimulus lumineux. Leurs réactions sont alors plus ou moins différentes de celles des individus normaux. La comparaison des divers comportements phototropiques observés ainsi peut permettre de préciser quelle est la participation des yeux composés ou des ocelles simples dans le phototropisme.

De telles opérations de vernissage ne semblent pas avoir été faites

fréquemment sur les imagos des Lépidoptères, elles ont eu d'autres buts, et concernent surtout des Rhopalocères (diurnes) : *Vanessa antiopa*, dont un œil est obscurci, peut s'orienter et présente un « mouvement de manège » (DOLLEY, 1916).

Le vernis que j'ai employé pour masquer les surfaces oculaires est un vernis opaque noir, dissous dans l'alcool. Son opacité totale à toutes les longueurs d'onde du visible et du proche ultraviolet a été vérifiée au moyen d'un spectrographe à optique de quartz, de l'Institut d'Astrophysique de Paris.

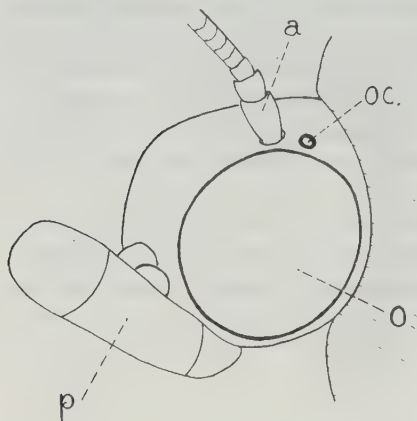


FIG. 21. — Schéma de la tête, vue de profil, de *Noctua pronuba*. o, œil composé; oc, ocelle; a, antenne; p, palpe.

D'autres produits ont été essayés (laque à l'acétone, encre de Chine, etc.), mais sans succès, car leur application sur les yeux entraîne la mort des Noctuides quelques jours après. Le vernis à l'alcool a donné toute satisfaction car, à la différence des précédents, il n'a aucune toxicité pour les papillons, qui survivent longtemps au vernissage. Après un léger épaissement, il peut être étendu rapidement sur les surfaces oculaires avec un petit pinceau très fin, et il sèche vite.

La difficulté est d'en recouvrir les ocelles ou les yeux composés de façon à ce qu'il tienne bien. L'ocelle est en effet situé tout près des yeux et derrière l'insertion des antennes, parmi de longs poils qui revêtent le front (voir fig. 21). Les yeux composés présentent aussi de longues soies et beaucoup de poils sur tout leur pourtour. S'ils sont collés par le vernis, soit autour, soit sur les yeux ou les ocelles, le vernissage ne peut pas rester total, car l'insecte, en frottant le dessus de sa tête avec ses tarses antérieurs, arrive à s'en débarrasser. En enlevant ainsi les poils collés, il découvre les ocelles ou des zones plus

ou moins grandes de ses yeux en mosaïque. Il est donc nécessaire, avant le vernissage, de dégarnir, à l'aide d'un petit pinceau à poils coupés très courts, les poils et les écailles qui entourent immédiatement les ocelles ou les yeux, suivant le cas.

D'autre part, ce réflexe de grattage des papillons nécessite soit une anesthésie de quelques secondes, soit une immobilisation mécanique, pour que le vernis puisse être appliqué et soit sec avant qu'ils ne cherchent à l'enlever avec leurs tarses antérieurs.

Diverses méthodes d'anesthésie ont été employées : d'abord l'oxyde d'éthyle (éther), mais il s'est montré très toxique, car la Noctuelle, après avoir été endormie seulement quelques secondes, ne survit jamais plus de 24 ou de 48 heures. Il ne peut donc être utilisé. Une technique d'engourdissement par le froid a aussi été essayée; elle est inopérante, le maintien pendant huit heures à -3° C, s'il n'a aucun effet léthal, et semble paralyser les mouvements des ailes, n'inhibe pas ceux des pattes, il ne permet donc pas le vernissage. De plus l'engourdissement cesse sous la loupe binoculaire, à la température ambiante.

Le gaz carbonique a servi d'anesthésique avec plus de succès, il est cependant parfois nuisible, car quelques papillons meurent 24 ou 48 heures après. Il présente aussi l'inconvénient de n'immobiliser les Noctuelles que pendant un temps trop bref, insuffisant pour procéder au vernissage des deux yeux ou des deux ocelles.

La technique la plus souvent utilisée est donc celle-ci : le papillon est saisi par les ailes et, sous la loupe binoculaire, il est maintenu entre deux doigts, les ailes relevées verticalement (comme celles d'un Rhopalocère), et de façon à maintenir les pattes antérieures coincées contre le corps, mais sans aucune compression. Les poils entourant immédiatement l'œil composé ou l'ocelle sont alors enlevés, puis le vernis est étendu, en deux ou trois couches successives. Cette façon d'opérer n'a exercé aucune nocivité sur les Noctuides, car des témoins ayant subi cette manipulation et ce brossage ont ensuite la même activité et les mêmes réactions phototaxiques qu'auparavant. De plus, ils restent vivants longtemps après, même si cette opération est répétée plusieurs fois sur le même individu, d'un jour à l'autre.

Le vernissage a lieu 5 à 7 heures avant les expériences; les papillons sont, tout de suite après, mis individuellement à l'obscurité complète. Après chaque série de tests, j'ai vérifié si le vernis n'avait pas été partiellement enlevé, et, avant chaque nouvelle série, une nouvelle couche de vernis a été appliquée chaque fois que cela a été nécessaire.

Deux espèces ont été éprouvées : *Noctua pronuba* et *Noctua fimbriata*. Le stimulus lumineux auquel elles sont soumises est soit le faisceau habituel de lumière blanche, d'un éclairement de 2 lux environ, soit un faisceau de proche ultraviolet, dont l'éclairement énergétique est évalué à $0,3 \text{ W/m}^2$.

3° Résultats.

A. — VERNISSAGE DES OCELLES SEULEMENT

Les réactions de ces deux espèces sont étudiées, après vernissage des ocelles, successivement sous une lumière diffusée, puis dans le faisceau parallèle (lumière directe).

a) **Réactions à la lumière diffusée.** — 1° **Lumière blanche** ($5,7 \cdot 10^{-3}$ lux) (tableau XXXI). — Si les Noctuides sont placés en dessous du faisceau de lumière, les réactions des deux espèces sont modifiées de la même façon par le vernissage des ocelles, mais elles deviennent bien moins fréquentes avec *N. fimbriata* (17 % de réponses positives, au lieu de 84 %) et restent aussi nombreuses avec *N. pronuba* (environ 80 %).

Après une période de latence assez longue (plus de 120 s), les papillons qui s'envolent vont assez directement dans le faisceau de lumière, pour voler sur place contre la plage lumineuse sur les parois de la cage, comme lorsque les ocelles sont découverts. Mais le temps de latence moyen est allongé, celui de *fimbriata* plus (115 à 191 s, soit $\times 1,65$) que celui de *pronuba* (98 à 130 s, soit $\times 1,33$).

2° **Lumière ultraviolette** (365 m μ ; éclairement de $0,86 \cdot 10^{-3}$ W/m²) (tableau XXXII). — Les résultats des expériences faites avec le proche ultraviolet, dans les mêmes conditions, et avec un éclairement énergétique environ une fois et demie plus grand, sont analogues : plus longue période de latence des deux espèces ($\times 1,65$ pour les deux), et taux de réaction à peu près inchangé avec *N. pronuba*, mais très abaissé avec *N. fimbriata* ($\times 0,12$).

Lorsque ces Noctuides ne reçoivent que la lumière diffusée, blanche ou ultraviolette, le vernissage des ocelles ne change guère le compor-

TABLEAU XXXI. — VERNISSAGE DES OCELLES.
RÉACTIONS A LA LUMIÈRE BLANCHE DIFFUSÉE

		NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'IN- SECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE MOYEN	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
<i>pronuba.</i> {	Témoins.	25	20	80 %	62-92 %	98 s.	66-130 s.
	Oc. vernis.	25	19	76 %	59-89 %	130 s.	105-155 s.
<i>fimbriata.</i> {	Témoins.	25	21	84 %	68-96 %	115 s.	75-155 s.
	Oc. vernis.	41	7	17 %	9-29 %	191 s.	140-242 s.

TABLEAU XXXII. — VERNISSAGE DES OCELLES.
RÉACTIONS A LA LUMIÈRE ULTRAVIOLETTE DIFFUSÉE

		NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'IN- SECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE MOYEN	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
<i>pronuba.</i>	{ Témoins. Oc. vernis.	19 33	14 23	74 % 70 %	53-89 % 54-83 %	86 s. 143 s.	63-109 s. 112-174 s.
<i>fimbriata.</i>	{ Témoins. Oc. vernis.	40 15	22 1	55 % 7 %	41-70 % 1-29 %	140 s. (229 s.)	108-172 s. —

tement phototropique, il provoque un allongement de la période de latence moyenne (d'un tiers ou de deux tiers), et diminue de manière importante la proportion des réactions positives de *N. fimbriata* seulement, mais ne change pas celle de *N. pronuba*.

b) Réactions à la lumière directe (dans le faisceau parallèle). —

Les Lépidoptères sont déposés dans la raie de lumière formée sur le fond de la cage par le faisceau, la tête orientée vers la source.

Après un temps plus ou moins long, ils commencent à se déplacer, le plus souvent dans le faisceau et vers la lampe, à la marche, ou au vol, ou encore à la marche d'abord puis au vol, comme les papillons aux ocelles non vernis. Certains individus suivent ainsi sans voler les rayons lumineux, puis s'arrêtent avant d'atteindre la paroi de la cage qui limite leurs déplacements. D'autres s'écartent de la lumière et vont s'immobiliser à l'obscurité. Quelques-uns s'envolent sans aller vers la source de lumière. Les mêmes différences dans le comportement photocinétique, d'un individu à un autre, existent donc quand les ocelles sont vernis ou lorsqu'ils ne le sont pas. Mais souvent, quand les Noctuelles dont les ocelles sont masqués, marchent le long du faisceau en direction de la source, elles ne le suivent pas en ligne droite, elles tournent sur place : au départ, elles effectuent quelquefois une rotation sur elles-mêmes, de 180° ou de 360°, avant de se mettre en mouvement, puis, au cours de leurs déplacements, elles sortent souvent de la zone éclairée et elles décrivent en dehors de celle-ci un cercle qui les ramène à leur point de départ hors de la lumière. Ce « mouvement de manège » peut être effectué plusieurs fois de suite par le même papillon le long de son parcours (voir figure 22, montrant un exemple de parcours observé avec *N. fimbriata* en lumière blanche).

De tels mouvements n'ont jamais été observés avec des papillons aux ocelles fonctionnels. Du fait de ces sinuosités, la durée du dépla-

cement est fréquemment allongée par le vernissage des ocelles, car, normalement, elle est très brève.

Les tests sont considérés comme positifs quand la Noctuelle se dirige vers la source de lumière et lorsqu'elle atteint la plage lumineuse sur la paroi de la cage ou s'arrête un peu avant celle-ci.

Il arrive qu'elle se déplace d'abord dans le sens des rayons lumineux, mais elle se retourne alors quand elle se trouve à l'extrémité de la

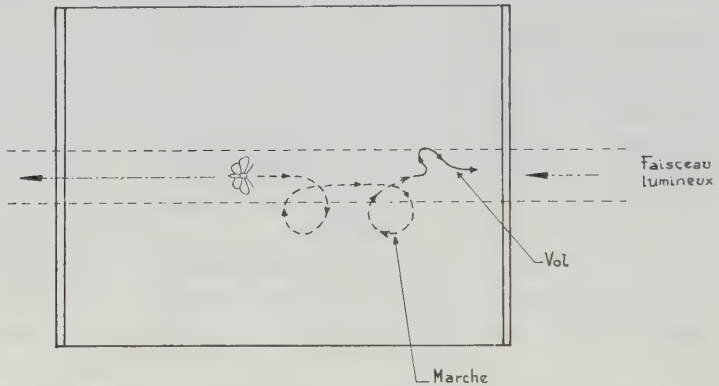


FIG. 22. — Exemple d'un parcours suivi sans voler par *Noctua pronuba* ou *N. fimbriata*, le long du faisceau lumineux, lorsque les yeux ou les ocelles sont aveuglés.

cage opposée à la source, et présente ensuite une réaction phototrope positive.

Ces expériences ont été pratiquées en lumières blanche et ultra-violettes sur *Noctua pronuba* et sur *N. fimbriata*.

1° Lumière blanche. — Des tests ont été faits avec un seul faisceau de lumière (*fimbriata* et *pronuba*) à divers éclairagements, et avec deux faisceaux de lumière, d'intensité inégale (*pronuba*).

A. — UNE SEULE SOURCE (tableau XXXIII). — Les individus de *N. fimbriata* aux ocelles vernis ont été soumis à la lumière blanche directe, avec un éclairagement de 2 lux environ. Le taux de réaction, établi après 19 tests (74 %), est supérieur à celui trouvé avec les témoins aux ocelles non vernis (50 %), et la période de latence moyenne est plus de 3 fois plus longue (168 s au lieu de 54 s pour les témoins) (tableau XXXIII).

Les résultats obtenus après 150 expériences, conduites de la même façon sur les individus de *Noctua pronuba* dont les ocelles sont vernis, et avec 6 éclairagements différents (entre 6 et 0,1 lux environ), sont assez semblables : dans tous les cas, la période de latence est plus longue que celle des témoins (en moyenne $\times 1,75$), et le taux de réaction reste

TABLEAU XXXIII. — VERNISSAGE DES OCELLES.
RÉACTIONS A LA LUMIÈRE BLANCHE DIRECTE

	PAPILLONS	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'IN- SECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE MOYEN	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
<i>fimbriata.</i> 2 lux	{ Témoins. Oc. vernis.	24 19	12 14	50 % 74 %	33-68 % 49-91 %	54 s. 168 s.	22- 86 s. 132-204 s.
<i>pronuba.</i> 5,68 lux	{ Témoins. Oc. vernis.	25 20	17 13	68 % 65 %	50-83 % 44-83 %	82 s. 148 s.	60-104 s. 107-188 s.
4,31 lux	{ Témoins. Oc. vernis.	25 21	17 17	68 % 81 %	50-83 % 61-93 %	71 s. 121 s.	49- 93 s. 83-159 s.
2,85 lux	{ Témoins. Oc. vernis.	20 25	14 15	70 % 60 %	48-86 % 42-76 %	73 s. 134 s.	56- 90 s. 101-167 s.
2 lux	{ Témoins. Oc. vernis.	25 39	13 25	52 % 64 %	35-69 % 50-77 %	62 s. 148 s.	40- 84 s. 104-192 s.
0,17 lux	{ Témoins. Oc. vernis.	19 24	13 19	68 % 79 %	47-85 % 61-91 %	107 s. 151 s.	76-138 s. 114-188 s.
0,095 lux	{ Témoins. Oc. vernis.	20 20	16 14	80 % 70 %	60-93 % 49-86 %	115 s. 160 s.	86-144 s. 108-212 s.

du même ordre de grandeur; la durée des déplacements est plus longue. Les sommes des périodes de latence et de celles-ci sont à peu près 2 fois plus grandes.

Pour les deux espèces, la comparaison des intervalles de confiance montre que le pourcentage des réponses positives ne change pas d'une manière significative avec le vernissage des ocelles, mais que l'allongement du temps de latence, compte tenu du nombre de tests effectués, en résulte très probablement. Elle fait ressortir, d'autre part, que rien ne permet d'affirmer qu'il y ait corrélation entre le taux de réaction de *Noctua pronuba* et l'éclairement, dans les limites considérées, lorsque les ocelles sont vernis et quand ils ne le sont pas. Les taux de réaction, calculés sur l'ensemble des 149 et 134 tests, sont très voisins : témoins, 67 %; individus dont les ocelles sont vernis : 69 %.

La relation entre la durée du temps de latence et l'éclairement, dans les limites considérées (6 à 0,1 lux environ), ne semble pas être la même chez les papillons normaux et ceux aux ocelles obscurcis. La période de latence de ces derniers n'est pas modifiée par les variations de l'éclairement. Par contre, celle des témoins s'allonge quand il devient inférieur à 2 lux. Les intervalles de confiance correspondants montrent que cet accroissement du temps de latence est probablement

significatif. Le rapport de corrélation a été calculé pour ces deux cas. La valeur obtenue est, pour les insectes normaux, voisine du seuil de signification : s'il y a corrélation entre les deux variables, elle est probablement très faible; mais pour ceux aux ocelles vernis, elle n'est pas significativement différente de zéro et elle démontre leur indépendance probable. La moyenne des 103 temps de latence mesurés est alors de 145 s (limites de l'intervalle de confiance : 129-161 s), et n'est, pour les témoins (90 tests) que de 85 s (75-95 s).

Les figures 23 et 24, relatives à *Noctua pronuba*, représentent la variation du taux de réaction et de la période de latence (en ordonnées), en fonction du logarithme de l'éclairement (en abscisses) lorsque les ocelles sont obscurcis et quand ils ne le sont pas. Elles sont tracées compte tenu de ces données : taux de réaction paraissant constant dans les deux cas, période de latence des papillons aux ocelles obscurcis constante, celle des Noctuelles normales s'allongeant un peu aux plus faibles éclairagements.

La durée du déplacement des Noctuides, dont les ocelles sont masqués, ne varie pas non plus de manière importante quand l'éclairement diminue, et reste voisine de 35 s.

B. DEUX SOURCES D'INTENSITÉ DIFFÉRENTE (tableau XXXIV). — La méthode suivie est celle des deux faisceaux perpendiculaires l'un à l'autre et se croisant au centre de la cage. Les deux éclairagements correspondants sont de 2 lux et 1,26 lux. Les individus de *Noctua pronuba* aux ocelles obscurcis sont placés dans celui de plus faible intensité, ou devant l'intersection des deux (voir fig. 9, p. 319).

TABLEAU XXXIV. — VERNISSAGE DES OCELLES.
RÉACTIONS DE *Noctua pronuba*
EN PRÉSENCE DE DEUX LUMIÈRES D'INTENSITÉ INÉGALE

	NOMBRE DE TESTS	NON PHOTO- TAXIQUES	PHOTO- TAXIQUES POSITIFS	% AUX 2 LUMIÈRES		TEMPS DE LATENCE	
				La plus intense	La moins intense	Vers la plus intense	Vers la moins intense
Normaux.	39	10	29	20 69 %	9 31 %	69 s. (43-95)	68 s. (35-101)
Oc. vernis.	19	5	14	10 71 %	4 29 %	99 s. (58-140)	171 s. (110-232)

Dans le premier cas, leur comportement est analogue à celui des papillons normaux : ils suivent le faisceau où ils se trouvent jusqu'au croisement avec l'autre et là, le plus fréquemment, ils tournent de 90° et se dirigent vers la lumière la plus forte. S'ils sont mis à l'inter-

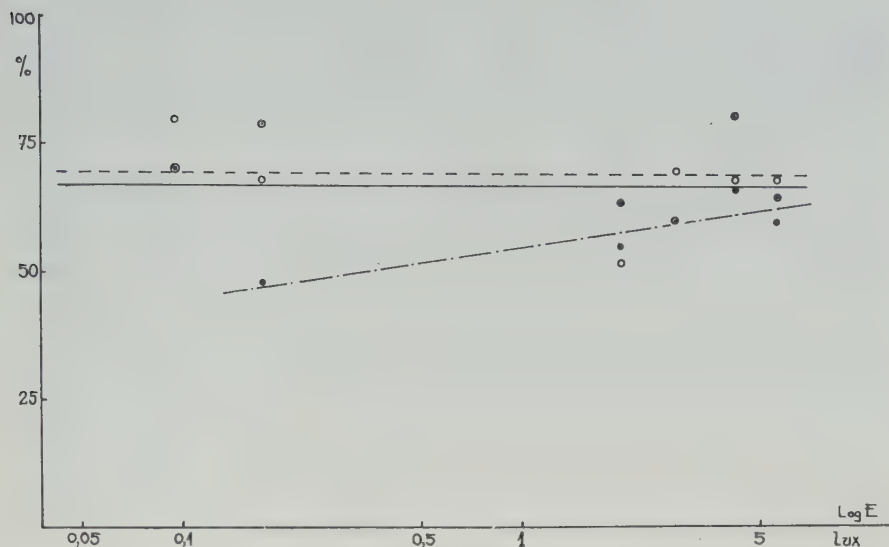


FIG. 23. — Variations du taux de réaction de *Noctua pronuba* (en ordonnées) suivant le logarithme de l'éclairement (en abscisses) (expériences en lumière directe).

- ——— individus témoins.
- ⊙ - - - - - individus aux ocelles aveuglés.
- - · - · - · individus aux yeux composés aveuglés.

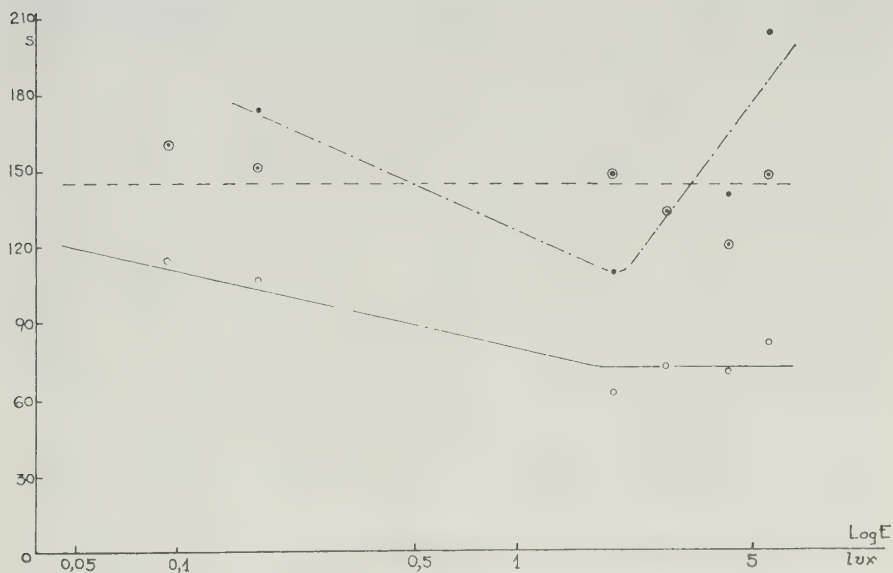


FIG. 24. — Variations de la période de latence de *Noctua pronuba* (en ordonnées) suivant le logarithme de l'éclairement (en abscisses) (expériences en lumière directe). Mêmes symboles que fig. 23.

section des deux, ils vont le plus souvent dans celui de plus grand éclaircissement.

Quand les ocelles sont vernis, et lorsqu'ils ne le sont pas, la même proportion des Noctuides photostimulés va vers la lumière la plus intense : environ 70 %.

Les périodes de latence moyennes des papillons normaux ne diffèrent pas suivant qu'ils sont attirés par l'une ou l'autre des deux lumières. Mais celles des *N. pronuba* aux ocelles masqués, plus longues dans tous les cas, ne sont pas les mêmes suivant la source attractive : elle serait plus longue ($\times 1,7$) lorsque les Noctuelles sont stimulées par la lumière la plus faible. Après le vernissage des ocelles, le temps de latence des individus allant vers cette lumière est donc allongé ($\times 2,5$) plus que celui des autres ($\times 1,4$).

Cette expérience montre que la Noctuelle, dont les ocelles sont obscurcis, réagit à deux lumières d'intensité inégale de la même façon qu'un papillon normal, mais avec un temps de latence moins court. Les différences d'éclaircissement sont donc perçues lorsque les ocelles sont masqués, aussi bien que lorsqu'ils ne le sont pas.

2° **Lumière ultraviolette** (365 m μ ; éclaircissement de 0,3 W/m²) (tableau XXXV). — La proportion des tests au cours desquels *N. fimbriata* présente une réaction phototaxique positive (40 %) n'est pas très différente de celle obtenue avec les individus normaux (36 %), mais le temps de latence moyen est environ deux fois plus long (215 au lieu de 103 s).

Avec *N. pronuba*, le taux de réaction reste aussi du même ordre de grandeur (65 et 55 %), et la période de latence ne change guère (109 s au lieu de 101 s).

TABLEAU XXXV. — VERNISSAGE DES OCELLES.
RÉACTIONS A LA LUMIÈRE ULTRAVIOLETTE DIRECTE

	PAPILLONS	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'IN- SECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE MOYEN	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
<i>pronuba</i> .	Témoins.	20	11	55 %	35-75 %	101 s.	61-141 s.
	Oc. vernis.	29	19	65 %	49-79 %	109 s.	85-133 s.
<i>fimbriata</i> .	Témoins.	28	10	36 %	22-53 %	103 s.	26-180 s.
	Oc. vernis.	25	10	40 %	24-58 %	215 s.	184-246 s.

Le vernissage des ocelles ne provoque donc pas de modification appréciable du taux de réaction des deux espèces, quand elles sont placées dans un faisceau ultraviolet, ou dans un faisceau de lumière blanche. Il double la durée de la période de latence de *N. fimbriata*

dans les deux cas. Mais le temps de latence de *N. pronuba* reste le même avec une lumière ultraviolette, et n'est allongé de manière significative avec la lumière blanche, que si l'éclairement est supérieur ou égal à 2 lux.

c) **Résumé.** — Les résultats obtenus avec les diverses lumières expérimentées (diffusée ou directe, blanche ou ultraviolette), et sur les deux espèces, ne sont pas tous concordants. Mais le vernissage des ocelles ne modifie guère, le plus souvent, le comportement photocinétique de ces insectes. Il ne change pas, ou à peine, le pourcentage des réponses positives de *N. pronuba*, obtenu avec ces différentes lumières. Il ne fait pas varier davantage celui de *N. fimbriata*, mais en lumière directe seulement, car il l'abaisse fortement en lumière diffusée. Dans presque tous les cas, il allonge la période de latence de ces deux *Noctua*, plus ou moins en lumière diffusée, et de près du double en lumière directe (sauf celle de *N. pronuba* avec le proche ultraviolet).

B. — VERNISSAGE DES YEUX COMPOSÉS

Réactions à la lumière directe. — Le vernissage total des yeux composés a été effectué seulement sur *N. pronuba*. Les réactions des individus de cette espèce ont été étudiées dans un faisceau de lumière blanche, à divers éclairéments, et aussi de proche ultraviolet (lumière directe).

Lorsque les deux yeux composés sont entièrement couverts de deux couches de vernis opaque, et que les ocelles restent découverts, ces Noctuides, placés dans le faisceau lumineux, présentent sensiblement le même comportement que ceux ayant les ocelles masqués et les yeux composés libres : j'ai, en effet, observé alors une même variation individuelle des réactions, des parcours irréguliers et sinueux semblables, avec de fréquents mouvements de rotation sur place, et des détours analogues en dehors du faisceau lumineux, quand les papillons se déplacent sans voler. Mais la moitié environ des Noctuelles attirées par la lumière se dirige vers la source au vol, quelquefois en droite ligne, et, plus souvent, après avoir effectué en volant des parcours plus ou moins complexes.

1° **Lumière blanche** (tableau XXXVI). — Avec le même stimulus lumineux, le taux de réaction des individus de *N. pronuba*, dont les yeux composés sont masqués, est analogue à celui des papillons normaux, si l'éclairement est supérieur ou égal à 2 lux environ. Lorsque ce dernier est inférieur à 2 lux, il semble abaissé par le vernissage des yeux composés. La période de latence est allongée dans tous les cas, à peu près dans le même rapport que par le vernissage des ocelles seuls, le plus souvent du double environ.

Les intervalles de confiance (niveau de probabilité de 90 %) montrent

que l'accroissement de la période de latence est significatif, mais que la variation du taux de réaction suivant l'éclairement ne l'est probablement pas. La relation entre celui-ci et le temps de latence des Noctuelles aux yeux composés obscurcis n'est pas évidente, d'après les intervalles de confiance calculés; il semble cependant que la durée diminue quand l'éclairement décroît jusqu'à 2 lux, puis augmente ensuite, quand il devient inférieur à 2 lux. Le rapport de corrélation obtenu est voisin du seuil de signification : s'il y a une relation entre l'éclairement et la période de latence, elle serait faible.

Les courbes représentant les variations, en fonction du logarithme de l'éclairement (en abscisses), du taux de réaction et de la période de latence (en ordonnées) des *N. pronuba* dont les yeux composés sont obscurcis, sont tracées figures 23 et 24, compte tenu de ces données. Le taux de réaction calculé sur l'ensemble des 91 tests est de 56 %, donc peu différent de celui des témoins : 64 % (94 tests). La moyenne des 60 périodes de latence mesurées est alors de 144 s (intervalle de confiance : 123-165 s), et est presque la même que celle obtenue quand les ocelles seuls sont masqués (145 s), mais est bien supérieure à celle des papillons normaux (85 s).

2° **Lumière ultraviolette** (365 m μ ; 0,3 W/m²) (tableau XXXVI). — Les réponses positives sont aussi fréquentes que celles des *N. pronuba* n'ayant que les ocelles obscurcis, ou dont tous les organes photorécepteurs sont découverts. Le taux de réaction est en effet de 61 %. La période de latence est un peu allongée : 126 s au lieu de 101 s pour

TABLEAU XXXVI. — VERNISSAGE DES YEUX COMPOSÉS.
RÉACTIONS DE *Noctua pronuba* A LA LUMIÈRE DIRECTE
(BLANCHE ET ULTRAVIOLETTE)

	PAPILLONS	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'IN- SECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE MOYEN	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
Lum. blanche, 5,68 lux	Témoins.	25	17	68 %	50-83 %	82 s.	60-104 s.
	Yeux vernis.	15	9	60 %	36-81 %	208 s.	147-269 s.
4,31 lux	Témoins.	25	17	68 %	50-83 %	71 s.	49- 93 s.
	Yeux vernis.	15	10	67 %	42-86 %	141 s.	94-188 s.
2 lux	Témoins.	25	13	52 %	35-69 %	62 s.	40-84 s.
	Yeux vernis.	40	22	55 %	42-69 %	110 s.	64-156 s.
0,17 lux	Témoins.	19	13	68 %	47-85 %	107 s.	76-138 s.
	Yeux vernis.	21	10	48 %	30-68 %	174 s.	118-230 s.
U. V.	Témoins.	20	11	55 %	35-75 %	101 s.	61-141 s.
	Yeux vernis.	18	11	61 %	40-80 %	126 s.	74-178 s.

les Noctuelles normales, et 109 s pour celles aux ocelles masqués. Mais les intervalles de confiance montrent que cette différence n'est probablement pas significative.

Les réactions phototaxiques de *Noctua pronuba* à une lumière ultraviolette directe ne sont donc guère modifiées par le vernissage des yeux composés, comme, d'ailleurs, par celui des ocelles.

3° **Résumé.** — Le vernissage des yeux composés exerce sur le comportement phototropique à peu près la même action que celui des ocelles seuls. Il agit de la même manière sur la période de latence moyenne : en lumière ultraviolette directe, il ne la change pas, mais en lumière blanche il l'allonge, dans le même rapport (le double le plus souvent), avec tous les éclaircissements expérimentés. Les réactions phototaxiques positives sont aussi nombreuses quand les yeux composés sont obscurcis ou lorsqu'ils ne le sont pas.

C. — VERNISSAGE DES YEUX COMPOSÉS ET DES OCELLES

Le vernissage total des surfaces oculaires a été réalisé pour vérifier l'existence d'une sensibilité « extra-oculaire » à la lumière ou dermatoptique (voir plus loin : recherche du rôle d'autres organes sensoriels).

Conclusions.

Les résultats apportés par les deux méthodes d'expérimentation (vernissage des ocelles, puis des yeux composés), et obtenus avec les divers stimulus lumineux utilisés (lumières diffusée ou directe, blanche ou ultraviolette) sur les deux espèces, ne sont pas entièrement concordants; certains paraissent même contradictoires. Il est cependant possible, après ces expériences, de tirer quelques conclusions sur le rôle respectif des ocelles et des yeux en mosaïque.

1° Les réactions des Noctuelles dont les yeux composés sont obscurcis prouvent que les ocelles peuvent remplacer les yeux composés, et qu'ils ont donc une sensibilité analogue à la lumière; en effet, la moitié au moins des individus volent vers la source de lumière, plus ou moins directement, qu'ils aient les yeux composés aveuglés ou non.

2° Les parcours sinueux, les mouvements de rotation et les détours en dehors du faisceau lumineux, rappelant des « mouvements de manège », effectués par les papillons dont les ocelles sont masqués ou dont les yeux composés sont obscurcis, montrent que les deux organes photorécepteurs participent également à l'orientation par rapport aux rayons lumineux; la privation de l'un des deux, ou leur dissociation, perturbe en effet cette orientation de la même manière dans un nombre de cas à peu près semblable.

3° Les ocelles et les yeux composés paraissent avoir chacun, dans le processus de la stimulation par la lumière blanche (et ultraviolette pour *N. fimbriata*), un rôle équivalent et complémentaire l'un de l'autre, puisque le vernissage des ocelles et celui des yeux en mosaïque agissent à peu près de la même façon (allongement semblable de la période de latence). Tous deux seraient également nécessaires à la photostimulation.

4° Le vernissage des yeux composés ou des ocelles de *N. pronuba* ne modifie que très peu ses réactions à la lumière ultraviolette directe. Cette radiation exercerait donc une intense stimulation de cette espèce, autant par ses ocelles que par ses yeux, et l'élimination des uns ou des autres serait compensée par un accroissement du rôle photostimulateur de l'organe visuel conservé, si toutefois aucun autre organe sensoriel n'intervient, et s'il n'y a pas de sensibilité dermatoptique.

5° La comparaison des résultats obtenus avec une lumière diffusée et avec une lumière directe (voir tableau XXXVII) montre que l'allongement de la période de latence, provoqué par le vernissage des ocelles, est plus grand dans le second cas que dans le premier. D'autre part, les réactions phototaxiques à la lumière blanche diffusée, avec *N. pronuba*, sont à peine différentes suivant que les ocelles sont obscurcis ou non, mais elles changent à la lumière directe (plus grande période de latence). Cela serait la preuve de l'existence d'un certain rôle photo-inhibiteur joué par les yeux composés : ils reçoivent en effet, en lumière directe, un bien plus grand flux lumineux. Cela pourrait expliquer le plus petit nombre de réponses positives observé dans un faisceau parallèle.

6° Mais quand les yeux composés sont vernis, l'accroissement de l'éclairement en lumière blanche directe entraîne aussi un allongement de la période de latence. Les ocelles participeraient donc aussi à cette photo-inhibition par un plus fort éclairement.

7° Quand l'éclairement diminue en lumière blanche directe, le taux de réaction semble baisser et la période de latence s'allonger, si les yeux composés sont obscurcis, mais les deux ne varient pas sensiblement si les ocelles sont aveuglés. Cela est dû à ce que les yeux composés sont beaucoup plus sensibles que les ocelles aux plus faibles éclairagements, grâce à la vision par superposition (1).

8° Les réactions en présence de deux faisceaux d'éclairement différent, ne sont pas modifiées par le vernissage des ocelles; la période de latence serait allongée par suite de la photo-inhibition s'exerçant par les yeux composés, et cela davantage au plus faible éclairement, peut-

(1) Lorsque les yeux sont complètement adaptés à l'obscurité, le pigment réparti autour des rétines, dans l'œil exposé à la lumière, se condense à leur base et sous la cornéule de chaque ommatidie. Chaque rétine peut alors recevoir, en plus des rayons lumineux incidents sur la cornéule correspondante, des rayons lumineux passant à travers les ommatidies voisines (vision par superposition). Chaque ommatidie reçoit ainsi plus de lumière, l'œil est donc alors plus sensible à de faibles éclairagements.

être par suite d'un rôle plus stimulateur des ocelles qui n'aurait alors pas lieu.

9° D'autre part, avec la lumière directe, les réactions positives sont aussi nombreuses, ou même plus, qu'avec la lumière diffusée, lorsque

TABEAU XXXVII. — RAPPORTS DES TAUX DE RÉACTION ET TEMPS DE LATENCE OCELLES OU YEUX VERNIS/TÉMOINS

VERNISSAGE DES OCELLES				TAUX DE RÉACTION	TEMPS DE LATENCE
Lum. diffusée.	{	Blanche.	{ <i>pronuba.</i>	0,95	1,33
			{ <i>fimbriata.</i>	0,22	1,66
	{	U. V.	{ <i>pronuba.</i>	0,95	1,66
			{ <i>fimbriata.</i>	0,13	1,64
Lum. directe.	{	Blanche.	{ <i>pronuba.</i>	1,23	2,4
			{ <i>fimbriata.</i>	1,5	3,1
	{	U. V.	{ <i>pronuba.</i>	1,2	1,1
			{ <i>fimbriata.</i>	1,1	2,1
VERNISSAGE DES YEUX COMPOSÉS.					
Lum. directe.	{	<i>N. pronuba.</i>			
		Lum. blanche.		1,05	1,8
		U. V.		1,1	1,25

Rapports lumière directe/lumière diffusée.					
				TAUX DE RÉACTION	TEMPS DE LATENCE
Normaux.	{	Blanche.	{ <i>pronuba.</i>	0,65	0,63
			{ <i>fimbriata.</i>	0,60	0,47
	{	U. V.	{ <i>pronuba.</i>	0,74	1,20
			{ <i>fimbriata.</i>	0,65	0,74
Ocelles verniss.	{	Blanche.	{ <i>pronuba.</i>	0,84	1,14
			{ <i>fimbriata.</i>	4,35	0,90
	{	U. V.	{ <i>pronuba.</i>	0,92	0,76
			{ <i>fimbriata.</i>	5,70	0,94

les ocelles sont aveuglés, alors que c'est l'inverse avec les papillons normaux (voir tableau XXXVII). Les temps de latence deviennent alors, le plus souvent, assez semblables (normalement plus longs en lumière diffusée). Il est probable que la lumière directe, plus intense, exerce une plus grande stimulation par les ocelles, et abrège ainsi la période

de latence. Le vernissage des ocelles supprimerait donc cette différence. Les réactions à la lumière diffusée, plus fréquentes que dans le faisceau lorsque les yeux et les ocelles sont découverts, proviendraient de la plus grande sensibilité des yeux composés aux plus faibles éclaircissements, et de leur rôle photo-inhibiteur aux plus forts. Dans ces conditions, le vernissage des ocelles ne pourrait guère modifier le taux de réaction à la lumière directe.

Il ressort de tout ceci que le processus des deux phénomènes connexes de la photostimulation et de la photo-inhibition ne peut se résoudre simplement en un rôle antagoniste que jouerait chacun des organes photorécepteurs, les ocelles étant « photostimulateurs », et les yeux composés « photo-inhibiteurs ».

D'après les expériences faites sur ces Noctuides, il apparaît que les yeux composés et les ocelles interviennent tous deux à la fois dans ces deux phénomènes, c'est-à-dire qu'ils auraient chacun un rôle « photo-stimulateur » et un rôle « photo-inhibiteur », le premier l'emportant sur le second probablement pour les ocelles, le second sur le premier à peu près certainement pour les yeux composés. Mais l'interaction qui semble exister entre eux fait qu'il est difficile de dissocier le rôle de chacun des organes photorécepteurs par ces méthodes. L'ensemble des résultats obtenus montre en effet que, très probablement, chacun participe également, et d'une manière complexe, à la fois à la photostimulation et à la photo-inhibition, et peut-être différemment suivant le stimulus lumineux (comme le montre l'exemple de *N. pronuba* avec la lumière ultraviolette).

II. — AUTRES ORGANES SENSORIELS

Pour rechercher si des organes sensoriels autres que les yeux ou les ocelles interviennent dans la photostimulation, deux méthodes peuvent être suivies : d'une part, l'élimination complète des yeux et des ocelles par vernissage total; d'autre part, l'ablation des antennes, car s'il existe une sensibilité « extra-oculaire » à la lumière, elle pourrait siéger dans les antennes, revêtues de nombreux et divers organes sensoriels (surtout les sensilles). Les réactions à la lumière des Noctuides privés de leurs antennes ou complètement aveuglés sont ensuite étudiées et comparées avec celles des insectes normaux. Ces expériences ont porté sur *N. pronuba* et *N. fimbriata*.

A. — ABLATION DES ANTENNES

Leur ablation est opérée sous la loupe binoculaire, en coupant l'antenne entre le deuxième et le troisième article. L'ablation ou la lésion du second article, sur lequel se trouve l'organe de Johnston, a un effet léthal, comme chez bien d'autres insectes : l'activité de la

Noctuelle est très diminuée, et elle ne survit que 2 à 3 jours après, au plus. Une anesthésie préalable a été pratiquée quelquefois avec le gaz carbonique, mais, le plus souvent, les papillons sont immobilisés de la même façon que pour le vernissage des yeux ou des ocelles, ils subissent alors la même manipulation.

Le stimulus lumineux reste semblable : faisceau de lumière blanche d'un éclairement de 2 lux ($5,7 \cdot 10^{-3}$ lux à l'endroit où sont placés les *Noctua*), ou proche ultraviolet, avec un éclairement énergétique de $0,3 \text{ W/m}^2$ dans le faisceau.

Les tests ont lieu toujours 24 heures au moins après l'ablation des antennes, à une température voisine de 25°C .

Le comportement photocinétique des papillons éprouvés est analogue à celui des Noctuelles normales, il varie autant suivant les individus. Il montre que cette amputation ne provoque ni perte ni diminution du tonus, comme c'est le cas pour d'autres insectes. La plupart des *Noctua* vont en effet voler contre la plaque lumineuse sur la paroi de la cage.

Les résultats obtenus ainsi, après environ 150 tests faits en lumière blanche diffusée (*pronuba* et *fimbriata*) et en lumière ultraviolette (directe avec *pronuba*, diffusée avec *fimbriata*), sont inscrits dans le tableau XXXVIII. Dans tous les cas, le taux de réaction ne diffère pas sensiblement suivant que les antennes ont été coupées ou non; de même, la période de latence reste très semblable.

TABLEAU XXXVIII. — ABLATION DES ANTENNES

	PAPILLONS	NOMBRE DE TESTS	NOMBRE D'IN- SECTES PHOTO- TAXIQUES	TAUX DE RÉAC- TION	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE	TEMPS DE LATENCE MOYEN	LIMITES DE L'INTER- VALLE DE CONFIANCE
Lumière blanche diffusée.							
<i>pronuba</i> .	{ Témoins.	25	20	80 %	62-92 %	98 s.	66-130 s.
	{ Sans ant.	27	22	81 %	65-92 %	100 s.	75-125 s.
Lumière blanche diffusée.							
<i>fimbriata</i> .	{ Témoins.	25	21	84 %	68-96 %	115 s.	75-155 s.
	{ Sans ant.	36	23	64 %	49-79 %	110 s.	84-136 s.
Lumière U. V. directe.							
<i>pronuba</i> .	{ Témoins.	20	11	55 %	35-75 %	101 s.	61-141 s.
	{ Sans ant.	24	13	54 %	37-71 %	105 s.	51-159 s.
Lumière U. V. diffusée.							
<i>fimbriata</i> .	{ Témoins.	40	22	55 %	41-70 %	140 s.	108-172 s.
	{ Sans ant.	37	21	57 %	43-72 %	142 s.	105-179 s.

L'ablation du fouet des antennes ne provoque ainsi aucun changement dans les réactions phototaxiques positives à une lumière blanche ou du proche ultraviolet. Elles n'interviennent donc pas dans le processus de la photostimulation.

B. — SENSIBILITÉ DERMATOPTIQUE.
VERNISSAGE TOTAL DES YEUX ET DES OCELLES

Le vernissage total des surfaces oculaires — yeux composés et ocelles — permet de vérifier s'il existe une sensibilité « extra-oculaire » à la lumière, ou dermatoptique. Les Noctuides aux organes photorécepteurs complètement aveuglés sont soumis au stimulus lumineux pour observer si, dans ces conditions, ils réagissent encore à la lumière.

Les réactions phototaxiques de *Noctua pronuba* vers une lumière ultraviolette sont à peu près les mêmes quand ses ocelles et ses yeux composés sont libres, et lorsque ses yeux composés, ou seulement ses ocelles, sont couverts d'un vernis opaque. Cela pourrait laisser supposer que cette longueur d'onde n'exerce pas la photostimulation uniquement par les organes visuels, mais aussi par l'intermédiaire d'autres organes sensoriels, ou d'une sensibilité dermatoptique. Le comportement de *N. pronuba* et de *N. fimbriata* a donc été examiné avec cette lumière : les papillons sont placés sous le faisceau, ou dans celui-ci (éclairage énergétique de $0,3 \text{ W/m}^2$).

Dans le premier cas, aucune réaction phototaxique positive n'est constatée avec les deux espèces. Dans le second cas, quelques individus se dirigent vers la source. Mais après l'expérience, le contrôle du vernissage des yeux et des ocelles montre que : 1° tous les insectes attirés par la lumière n'avaient pas leurs surfaces oculaires entièrement recouvertes de vernis opaque, mais quelques ommatidies ou les ocelles libres; 2° tous ceux restés immobiles, ou sans réaction vers la lumière, avaient gardé un vernissage complet des organes photorécepteurs.

Cette comparaison démontre bien qu'il n'existe pas chez ces Lépidoptères une sensibilité « extra-oculaire » à la lumière ou dermatoptique, même à l'ultraviolet. Certains résultats contraires, qui auraient été trouvés sur d'autres Noctuides (*Mamestra brassicae*) (BONNEMAISON, 1961), pourraient provenir d'un défaut de vernissage ou d'une insuffisance d'opacité du vernis employé.

Il résulte de ces expériences que les organes photorécepteurs sont les seuls qui interviennent dans la stimulation de ces insectes par la lumière.

CONCLUSIONS

Au terme de cette étude expérimentale, les caractéristiques principales du phototropisme des Noctuides peuvent être dégagées, et ensuite envisagées sous l'angle de l'éthologie de ces insectes, puis sous celui des théories générales des tropismes.

1° Caractéristiques du phototropisme des Noctuides.

La réaction des Noctuelles à la lumière se caractérise, de prime abord, par trois points importants.

1° Le gradient d'éclairement ou les différences d'intensité ont une action déterminante, car ils stimulent ces insectes plus que la direction des rayons dans un faisceau parallèle, comme nous l'ont montré la comparaison du comportement en lumière diffusée et en lumière directe, et les expériences avec deux lumières d'intensité différente.

2° La réaction à la lumière reste constamment positive, quelle que soit l'intensité lumineuse, tant qu'elle est supérieure aux seuils de réaction, et, caractère consécutif de celui-ci, la vitesse du déplacement est indépendante de l'intensité lumineuse. La loi de Weber-Fechner, selon laquelle la vitesse est proportionnelle au logarithme de l'éclairement, ne s'applique donc pas au cas des Noctuelles, comme, d'ailleurs, à celui de *Calotermes* (RICHARD). La réaction phototropique des Noctuides ne correspond donc pas exactement à la photocinèse, telle que l'entendent VIAUD, GOUSTARD et MEDIONI (1962).

3° Il existe une grande variabilité individuelle du comportement avec le même stimulus lumineux.

Les observations faites sur l'influence des *facteurs externes* ont apporté les données suivantes :

1° la réaction positive à la lumière n'est pas modifiée par des variations importantes de la température;

2° le degré hygrométrique ne semble pas influencer le phototropisme.

L'étude de l'action des *caractéristiques du stimulus lumineux* nous a menés aux conclusions ci-après.

1° La réaction à la lumière dépend moins de l'éclairement que de la longueur d'onde, quand le premier est au-dessus des seuils de réaction.

2° Comme pour les imagos de *Calotermes* (RICHARD), il n'est pas

possible de trouver en laboratoire un point de neutralité où cesserait la réaction positive, dans un éclaircissement non homogène.

3° Il existe un *seuil de réaction*, différent selon la longueur d'onde de la lumière, en dessous duquel la réaction positive a tendance à disparaître. Sa valeur correspond à un éclaircissement d'autant plus faible que la longueur d'onde est plus courte, ce qui est l'équivalent du phénomène de Purkinje.

4° Les longueurs d'onde, à énergie égale, quand elles agissent simultanément, exercent une stimulation d'autant plus intense qu'elles sont plus courtes. Mais le maximum réactionnel se situe dans le spectre différemment suivant les espèces et selon l'énergie transmise. Le proche ultraviolet, comme avec beaucoup d'autres insectes, est, le plus souvent, le plus dynamogène. Le rouge n'est pas stimulateur, ou l'est bien moins que les autres couleurs.

5° La polarisation de la lumière n'intervient pas.

6° Les lumières intermittentes ont la même action que la lumière continue, quand leur fréquence est inférieure ou égale à 0,8 c/s, ou supérieure ou égale à 10-15 c/s. Entre ces deux limites, elles sont moins stimulatrices.

7° La réaction à la lumière est conditionnée par l'existence des photopériodes, elle est atténuée par le maintien à l'obscurité, et, peut-être, accentuée par le séjour continu à la lumière.

La recherche de quelques *facteurs internes* s'est traduite par les résultats suivants.

1° La réaction à la lumière ne diffère pas suivant le sexe des individus. En particulier les différentes longueurs d'ondes suscitent un comportement photocinétique semblable des mâles et des femelles.

2° La stimulation par la lumière ne s'exerce que par les organes photorécepteurs (yeux composés et ocelles), d'une manière complexe entre ces deux organes sensoriels. L'obscurcissement des uns *ou* des autres provoque à peu près les mêmes modifications du comportement (allongement, dans le même rapport, du temps de latence); les différences obtenues ainsi ne peuvent s'expliquer que par l'exercice d'une photo-inhibition au niveau des yeux composés et, pour une moindre part, aussi des ocelles.

Constance de ces caractères parmi les Noctuides. — Avec les 9 espèces expérimentées, les résultats sont très analogues. Les seules différences précises observées entre espèces concernent surtout la valeur des différents seuils — qui ne sont pas les mêmes chez *P. meticulosa* et *N. pronuba* —, l'action dissemblable des lumières monochromatiques sur ces divers Noctuides, et la fréquence de fusion des stimulus lumineux (très peu différents entre *pronuba* et *meticulosa*), ainsi que la durée de la période de latence.

Si l'on examine tous les temps de latence d'une même espèce, obtenus avec tous les stimulus expérimentés et dans toutes les expé-

riences (sauf celles sur les photopériodes, et sur le rôle des organes sensoriels), on s'aperçoit que normalement, après une adaptation de 5 ou de 6 heures dans l'obscurité, elle ne varie qu'à l'intérieur de limites assez rapprochées, sauf quelquefois avec les diverses longueurs d'onde : celle de *N. pronuba* est presque toujours comprise entre 80 et 100 s (sauf avec les lumières rouge et bleue), celle de *N. fimbriata* entre 100 et 140 s, de *Scotia ipsilon* entre 90 et 120 s, de *Phlogophora meticulosa* entre 120 et 150 s. Les trois premiers, dont la période de latence moyenne est plus voisine, sont de la même sous-famille des *Noctuinae*. La période de latence pourrait bien être une caractéristique spécifique, dans les conditions normales, peut-être en rapport avec les temps d'adaptation des yeux composés à l'obscurité et à la lumière, qui peuvent différer selon les espèces.

D'autre part, les 8 espèces, dont les réactions aux diverses lumières monochromatiques ont été étudiées, peuvent être classées en deux catégories :

1° Les unes réagissent plus ou moins faiblement à la lumière rouge et sont plus stimulées par la lumière verte, moins par les autres couleurs, mais autant par le bleu que par le jaune.

2° Les autres ne réagissent pas du tout à la lumière rouge, et présentent le plus de réponses positives avec une lumière bleue, et sont moins stimulées par une lumière jaune que par une verte.

Entre ces deux catégories, tout se passe à peu près comme s'il y avait un décalage général de la courbe de sensibilité spectrale de l'œil vers les plus courtes longueurs d'onde, le maximum passant du vert au bleu, et la limite vers les plus grandes longueurs d'onde, du rouge au jaune. A ce décalage correspondrait celui des courbes des seuils de réaction de *Noctua pronuba* et de *Phlogophora meticulosa* (qui appartiennent chacune à l'un de ces deux groupes), ce qui expliquerait la différence observée dans l'ultraviolet entre les seuils de ces deux Noctuelles.

On peut remarquer que trois des quatre espèces réagissant à la lumière rouge appartiennent à la même sous-famille des *Noctuinae*, et que les autres sont des *Hadeninae*, *Cuculliinae* ou *Amphipyrrinae*.

2° Intégration du phototropisme dans l'éthologie des Noctuides.

Comme l'a fait remarquer CHAUVIN (1962), les expériences de laboratoire sur le phototropisme ne correspondent pas, le plus souvent, à la vie réelle de l'Insecte. Celui-ci n'est que bien rarement — ou même jamais — soumis, dans son milieu naturel, aux stimulus que l'on exerce sur lui au cours des expériences consacrées à l'étude du phototropisme. Il est évident que le faisceau de lumière parallèle, où

il est placé pour cela, ne correspond à rien de réel, et que l'Insecte, dans son comportement normal, ne se trouve jamais en présence de telles conditions. Le comportement observé risque alors de n'être que la résultante d'artifices de laboratoire et ne présenterait que peu d'intérêt pour l'étude de son éthologie. Il permet cependant de préciser la sensibilité de l'animal éprouvé, et, ainsi, de rechercher quels stimulus peuvent l'orienter ou l'influencer.

Dans cette étude, j'ai voulu être réaliste pour replacer autant que possible le phototropisme dans le comportement naturel. Pour cela, j'ai évité de soumettre les Noctuides à des stimulus aussi artificiels. Ainsi, les éclairagements utilisés ont toujours été faibles, comparables à ceux qui peuvent exister la nuit et qui agissent normalement sur les Noctuides. La plus forte valeur en lumière blanche diffusée hors du faisceau a été de 0,2 lux, ce qui équivaut à celui que produit la pleine lune à Saint-Michel-l'Observatoire, c'est-à-dire au plus grand éclairage nocturne qui existe dans la nature. Pour la même raison, les réactions ont été étudiées le plus souvent sur des Noctuides placés en dehors du faisceau parallèle, de façon à ce qu'ils ne reçoivent que de la lumière diffusée.

Au cours de son activité nocturne, l'imago des Noctuides peut en effet être photostimulé, en dehors de toute source de lumière artificielle, par des différences de l'éclairage venant soit de la lune, soit de l'ensemble de la voûte céleste, différences produites soit par la topographie du terrain, comme en montagne où ces insectes sont si nombreux, soit par la végétation, ou encore par la nébulosité. Ces différences d'éclairage peuvent être très faibles. Nous avons vu que *Noctua pronuba* et *Phlogophora meticulosa* ont un seuil de réaction en lumière blanche de l'ordre de 10^{-4} lux, ce qui est inférieur à l'éclairage produit par le ciel nocturne sans lune sur un plan horizontal (environ $1,80 \cdot 10^{-3}$ lux). Ce dernier est donc capable de stimuler l'envol des Noctuides, puisqu'un éclairage plus petit, en lumière blanche, l'a provoqué en laboratoire sur au moins 70 % des individus de ces deux espèces. Mais les seuils en lumière colorée, dont la longueur d'onde est plus petite que 600 m μ (pour *N. pronuba*) ou que 550 m μ (pour *P. meticulosa*), sont bien inférieurs à ceux trouvés en lumière blanche et descendent jusqu'à $2,5 \cdot 10^{-7}$ W/m² (soit l'équivalent en lumière blanche de $2,5 \cdot 10^{-6}$ lux), ce qui montre l'extrême sensibilité des yeux de ces insectes à des éclairages très faibles, due sans doute à la vision par superposition quand l'œil composé est complètement adapté à l'obscurité. Ces papillons peuvent donc être photostimulés, comme en laboratoire, par de très faibles différences d'éclairage existant naturellement d'un endroit à un autre dans la nuit.

Presque tous les seuils de réaction en lumières colorées, pour les deux espèces, *N. pronuba* et *P. meticulosa*, sont inférieurs à l'éclair-

rement produit par l'ensemble de la voûte céleste, sans lune. Par temps clair et sans lune, ces insectes sont donc sensibles, la nuit, aux différentes longueurs d'onde, allant soit du rouge au bleu, et peut-être au proche ultraviolet (*Noctua pronuba*), soit depuis le jaune jusqu'au proche ultraviolet (*Phlogophora meticulosa*). *Noctua pronuba* perçoit certainement le proche ultraviolet lorsque la lune éclaire la nuit.

Leur orientation au cours de leurs vols la nuit peut donc résulter partiellement de stimulus visuels, comme les différences d'éclairement, et la perception des diverses longueurs d'onde. Les ocelles et les yeux composés sont les seuls organes sensoriels qui participent à l'orientation par rapport à la lumière, mais leur rôle respectif ne peut être bien déterminé; la dissociation des deux montre, en effet, qu'ils jouent un rôle complémentaire l'un de l'autre. Il apparaît cependant que ce sont les yeux en mosaïque qui sont plus sensibles aux plus faibles éclairagements et aux différences d'intensité, et que les ocelles, qui participent aussi à la sensibilité à la lumière, ainsi qu'à l'orientation, seraient davantage des organes stimulateurs.

Ces résultats obtenus en laboratoire confirment ce que laissaient entrevoir les observations faites avec des pièges lumineux ou différentes lampes. Le rôle plus dynamogène de l'ultraviolet explique la plus grande attractivité des lampes à vapeur de mercure avec ou sans verre de Wood. Le maximum d'énergie est émis par ces lampes dans le proche ultraviolet et surtout dans le vert (546 m μ). Le maximum réactionnel de plusieurs Noctuelles a justement été trouvé dans le vert; des méthodes électrophysiologiques ont aussi conduit à déterminer la plus grande sensibilité spectrale des yeux de quelques Lépidoptères dans cette couleur, avec un second niveau moins élevé dans le proche ultraviolet (HASSELMANN, 1960-1962).

3° Les réactions à la lumière des Noctuides et les théories générales du phototropisme.

Les théories classiques ne paraissent pas s'appliquer entièrement aux caractéristiques trouvées dans le phototropisme des Lépidoptères Noctuides.

Les classifications de KÜHN, modifiées par FRAENKEL et GUNN, puis par CHAUVIN, présentent l'utilité de cataloguer les réactions d'une manière pratique. La réaction des Noctuides à la lumière entre dans la catégorie des ménotaxies. Cela apparaît nettement quand on observe le comportement de ces insectes autour des sources de lumière. De plus, l'orientation du type « compas de lumière », considérée comme une variante des ménotaxies, a été constatée plusieurs fois dans

certaines conditions (action simultanée d'une lumière blanche et d'une lumière colorée).

Par rapport aux théories de VIAUD, il est difficile de situer la réaction phototropique des Noctuelles. Le signe primaire positif, c'est-à-dire la tendance à se retourner vers la lumière, qui, selon VIAUD, serait le départ fixe et invariable du phototropisme, n'est pas observé. La photocinèse, au sens de VIAUD, de GOUSTARD, puis de MEDIONI, serait mesurable par la vitesse de locomotion qui dépendrait linéairement du logarithme de l'éclairement. Cela non plus n'a pas été constaté chez les Noctuides, dont la vitesse de déplacement — au vol ou à la marche — ne varie pas suivant l'intensité de l'éclairement. Comme aucun point de neutralité (point de polarisation nulle, selon RICHARD) n'a pu être mis en évidence, la capacité photopathique définie par VIAUD n'apparaît pas non plus chez les Noctuides. Les réactions « photonégatives » ont été observées trop rarement, dans le faisceau parallèle, et d'une manière trop transitoire, une réaction positive leur faisant suite aussitôt, pour que l'on puisse discuter de celles-ci.

Parmi les théories du mécanisme du phototropisme, celle de VERHEIJEN (1958), évoquée récemment par CHAUVIN (1962), semblerait le mieux s'adapter à ce qui a été observé sur les Noctuides. Selon VERHEIJEN, le comportement des animaux est dérégulé par la distribution anormale de la lumière dans le voisinage d'une source : « les mouvements de l'animal sont contrôlés par un feed-back optique résultant des différences normales d'intensité lumineuse des stimulus photiques ». La distribution de la lumière autour d'une source : diffusion sans réflexion venant de l'environnement, détermine un feed-back anormal. L'insecte deviendrait alors le jouet de servomécanismes inférieurs, et les centres supérieurs manquant des stimulus normaux auxquels ils sont adaptés normalement, se trouveraient éliminés ou dominés (CHAUVIN).

Cette théorie semble plus réaliste, moins empreinte de philosophie, mais rappellerait, en somme, aussi séduisante qu'elle puisse paraître, les théories purement mécanistes des tropismes, qui ne s'accordent pas entièrement avec les faits observés, en particulier avec la variabilité individuelle de la réponse phototropique.

Pourtant, il ne faut pas oublier qu'il existe à la base du phototropisme une excitation visuelle dans le cas des insectes comme les Lépidoptères (où il n'apparaît pas de sensibilité « extra-oculaire »), donc très probablement un phénomène photochimique. La composition chimique de l'œil du Diptère *Calliphora erythrocephala* est plus affectée par une irradiation par l'ultraviolet que par le visible (LANGER, 1960). Ce résultat ne peut-il être rapproché du rôle plus dynamogène de l'ultraviolet, à peu près général sur ces insectes ? La physiologie de l'œil composé a une importance non négligeable, et sans doute complexe, dans le mécanisme du phototropisme, comme le montrent les expériences de COLLINS (1934-1935) sur la relation entre le comportement

phototropique et l'adaptation de l'œil à la lumière ou à l'obscurité, chez le Carpocapse *Laspeyresia pomonella*.

Selon cet auteur, le phototropisme positif de ce Tortricide ne pourrait se produire que lorsque l'œil composé est complètement adapté à l'obscurité par le jeu des migrations du pigment dans les ommatidies; l'adaptation à la lumière provoquerait la cessation du phototropisme et l'inhibition, elle se produirait après un certain temps d'exposition à la lumière, et d'autant plus vite que celle-ci est plus intense. Le comportement et les réflexes seraient donc commandés par les migrations du pigment dans les yeux composés. Cette explication s'accorde bien avec ce qui est observé généralement autour des sources de lumière. Mais selon DAY (1941), le comportement photocinétique du Pyralide *Ephestia kuehniella* ne dépend pas entièrement de la position du pigment rétinien, donc du degré d'adaptation à l'obscurité ou à la lumière. La régulation de ces déplacements du pigment serait nerveuse, et non hormonale (TUURALA, 1958), mais elle ne pourrait être provoquée que par la lumière ou l'obscurité (HORSTMANN, 1935).

On peut penser, devant ces données, que le mécanisme du phototropisme est, chez ces insectes, en grande partie physiologique. Les différences du comportement vis-à-vis de la lumière, d'un individu à un autre dans une même population, qui paraissent assez déconcertantes, ou chez le même individu, d'une expérience à une autre, ne peuvent s'expliquer que par des variations dans leur état physiologique, soit entre les divers individus, soit chez le même d'un moment à un autre. Un tel processus pourrait être à la base des phénomènes complexes de phototropisme alternant, observés chez la *Drosophila* (MEDIONI).

Quoi qu'il en soit, il sera toujours loisible de discuter des mécanismes du phototropisme, qui pourraient être différents, d'ailleurs, selon les groupes zoologiques, et de confronter à l'infini les théories diverses qui, pour l'éthologie des insectes, ne présentent qu'un intérêt assez secondaire, car elles concernent surtout des phénomènes artificiels et créés par la main de l'expérimentateur. L'intérêt des expériences sur les Tropismes semble être surtout de préciser, par des procédés assez simples, les différentes sensibilités des animaux en expérience, de déterminer des seuils et de permettre la recherche du rôle des divers organes sensoriels.

(Station entomologique du C. N. R. S. rattachée à l'Observatoire de Haute Provence, Saint-Michel-l'Observatoire; Laboratoire de Zoologie générale, Faculté des Sciences de Lyon.)

BIBLIOGRAPHIE

Dans un souci d'allègement, la Bibliographie ci-dessous est restreinte aux travaux consacrés au phototropisme expérimental des adultes de Lépidoptères. Elle comprend aussi les plus importantes études faites sur le phototropisme d'autres Insectes, ainsi que toutes les publications auxquelles ce travail se réfère (1). Pour une plus large bibliographie sur le phototropisme animal, nous reportons à celles publiées dans les Thèses de J. MEDIONI (1961), M. Goustard (1958) et G. RICHARD (1951), et dans les ouvrages consacrés aux tropismes.

- ACQUA (C.), 1916. — La fototassi del filugello. *Bolletino del Laboratorio di Zoologia Generale e agraria Portici*, **11**, p. 45-84.
- AUTRUM (H.), 1951. — Erregungsvorgänge und Leistungen des Insektenauges. *Verh. Deutsch. Zool. Ges. Wilhelmshaven*, **12**, p. 133-140. — 1958. Electrophysiological analysis of the visual systems in insects. *Exp. Cell. Res.*, suppl., **5**, p. 426-439.
- AUTRUM (H.) et HOFFMANN (C.), 1960. — Diphasic and monophasic responses in the compound eye of *Calliphora*. *Journ. Insect Physiol.*, **4**, p. 122-127.
- AUTRUM (H.) et METSCHL (N.), 1961. — Beziehungen zwischen Lichtreiz und Erregung im Ocellusnerven von *Calliphora erythrocephala*. *Zs. Naturf.*, **16**, p. 384-388.
- BARBER (G. W.), 1925. — Observations on the response of adults of the European Corn Borer to light in egg laying. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **18**, 4, p. 419-431.
- BERNHARD (C. G.) et OTTOSON (D.), 1959. — On the mechanism of dark-adaptation in day- and night-insects. *Acta Physiol. Scand.*, **47**, p. 383-384. — 1960 a. Comparative studies on dark adaptation in the compound eyes of Nocturnal and Diurnal Lepidoptera. *Journ. Gen. Physiol.*, **44**, p. 195-203. — 1960 b. Studies on the relation between the pigment migration and the sensitivity changes during dark adaptation in Diurnal and Nocturnal Lepidoptera. *Journ. Gen. Physiol.*, **44**, p. 205-215. — 1961. Further studies on pigment migration and sensitivity changes in the compound eye of Nocturnal Insects. *Acta Physiol. Scand.*, **52**, p. 99-100. — 1962. Pigment position and light sensitivity in the compound eye of Noctuid Moths. *Acta Physiol. Scand.*, **54**, p. 95-96.
- BONNEMAISON (L.), 1961. — Etudes de quelques facteurs de la fécondité et de la fertilité chez la Noctuelle du Chou, *Mamestra brassicae* L. Influence de la lumière sur les imagos et sur l'accouplement. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **66**, 3-4, p. 62-69.
- BRANDT (H.), 1934. — Die Lichtorientierung der Mehlmotte *Ephestia kuehniella* Zeller. *Zs. vergl. Physiol.*, **20**, p. 646-673.
- BUDDENBROCK (W. VON) et SCHULZ (E.), 1932-1933. — Beiträge zur kenntniss der Lichtkompassbewegung und der Adaptation der Insektenauges. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, **52**, p. 513-536.
- BUGNION (E.) et POPOFF (F.), 1914-1915. — Les yeux des insectes nocturnes. *Arch. Anat. microsc.*, **16**, p. 261-304.
- BURCKHARDT (D.) et WENDLER (L.), 1960. — Ein direkter Beweis für die Fähigkeit einzelner Schzellen des Insektenauges, die Schwierungsrichtung polarisierten Lichtes zu analysieren. *Zs. vergl. Physiol.*, **43**, 6, p. 687-692.
- CARRUTH (L. A.) et KERR (T. W.), 1937. — Reaction of Corn Ear Worm Moth and other Insects to light traps. *J. econ. entom.*, **30**, p. 297-305.
- CASSIER (P.), 1960. — Le phototropisme du Criquet migrateur (note préliminaire). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **85**, 2-3, p. 165-174. — 1962 a. Etude de la période de latence dans la réaction phototropique de *Locusta migratoria migratorioides* (phase « gregaria »). *C. R. Acad. Sc.*, **255**, 188-190. — 1962 b. Etude de la photo-inhibition chez *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). *C. R. Acad. Sc.*, **255**, p. 385-387.

(1) Les références à des travaux physiques ou mathématiques ne sont indiquées que dans le texte.

- CHAUVIN (R.), 1941. — Variations du phototropisme du Criquet pèlerin suivant différentes longueurs d'onde. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **66**, p. 27-32. — 1956. *Physiologie de l'Insecte*. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, 917 p. — 1962. Progrès récents dans l'étude du comportement des insectes. *L'année biol.*, **4**, 1, p. 207-274.
- CHEN YUAN-KUANG et CHIN CHUN-TEH, 1963. — An electrophysiological study on the dark adaptation of the compound eye of the Armyworm Moth, *Leucania separata* Walker (Lep. Noctuidæ). *Acta entomologica sinica*, **12**, p. 1-9.
- COLLINS (D. L.), 1934-1935. — Iris-pigment migration and its relation to behaviour in the Codling-moth. *J. exp. Zool.*, **69**, p. 165-185.
- COLLINS (D. L.) et MACHADO (W.), 1935. — Comments upon phototropism in the Codling Moth with reference to the physiology of the Compound eyes. *J. econ. Entom.*, **28**, p. 103-106. — 1943. Reactions of the Codling Moth to artificial light and the use of light traps in its control. *J. econ. Entom.*, **36**, p. 885-893.
- DANIEL (F.), 1950-1951. — Mit welchen Organen nehmen Nachtfalter künst-Licht-quellen wahr? *Ent. Zs.*, **59**, p. 153-157; **61**, p. 105-109; **61**, p. 115-120. — 1952. Praxis des Nachtgangs mit Licht. *Nachrichtenbl. Bay. ent.*, **1**, p. 44-46, 51-54, 61-63, 67-68.
- DAY (M. F.), 1941. — Pigment migration in the eyes of the moth *Ephestia kuehniella*. *Biol. Bull.*, **80**, p. 275-291.
- DOBY (J. M.), BERNARD (C.) et DAVID (F.), 1956. — Observations sur le phototropisme expérimental de *Simulium decorum* et de *Simulium ornatum*. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, **31**, p. 117-124.
- DOLLEY (W. L. Jr), 1916. — Reactions to light in *Vanessa antiopa* with special references to circus-movements. *J. exp. Zool.*, **20**, p. 357-420. — 1917. The rate of locomotion in *Vanessa antiopa* in intermittent light and in continuous light of different illuminations, and its bearing on the « continuous action theory » of orientation. *J. exp. Zool.*, **23**, p. 507-518. — 1920-1921. The relative stimulating efficiency of continuous and intermittent light in the Tachina-fly *Archytas aterrima*. *The Anat. Rec.*, **20**, p. 184. — 1923. The relative stimulating efficiency of continuous and intermittent light in the Tachina-fly, *Archytas aterrima*. *Amer. Journ. Physiol.*, **64**, p. 364-370.
- DOLLEY (W. L.) et WIERDA (J. L.), 1929. — Relative sensibility to light of different parts of the compound eye in *Eristalis tenax*. *J. exp. Zool.*, **53**, p. 129-139.
- DOLLEY (W. L. Jr.) et GOLDEN (L. H.), 1947. — The effect of sex and age on the temperature at which reversal in reaction to light in *Eristalis tenax* occurs. *Biol. Bull.*, **92**, p. 178-185.
- DOLLEY (W. L. Jr.) et WHITE (J. D.), 1951 a. — The effect of illuminance on the reversal temperature in the Drone-fly, *Eristalis tenax*. *Biol. Bull.*, **100**, p. 84-89. — 1951 b. The effect of illuminance on the lethal temperature in the Drone-fly, *Eristalis tenax*. *Biol. Bull.*, **100**, p. 90-94.
- DUFAY (CL.), 1950. — Chasse de coléoptères et de Lépidoptères à la lampe à vapeur de mercure. *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, p. 44-45. — 1951. Captures de Lépidoptères dans les Basses-Alpes. *Rev. fr. Lépid.*, **13**, p. 122-124. — 1956. Etude du phototropisme de *Triphaena pronuba* L. (Lepidopt. Phalaenidae). Mise en évidence d'un seuil minimum de réaction. *C. R. Acad. Sc.*, **243**, p. 1153-1155. — 1957 a. Etude du phototropisme des Noctuidae (Lepidopt.). Influence de la longueur d'onde à énergie égale. *C. R. Acad. Sc.*, **245**, p. 1569-1571. — 1957 b. Etude du phototropisme des Noctuides (Lépidopt.). Mise en évidence et détermination d'un seuil minimum de réaction en différentes lumières monochromatiques. *C. R. Acad. Sc.*, **245**, p. 1955-1957. — 1961. Etude du phototropisme des Noctuides (Lépidopt.). Réactions de *Noctua pronuba* L. en présence de deux sources lumineuses de même intensité énergétique, mais de longueurs d'onde différentes. *C. R. Acad. Sc.*, **252**, p. 1866-1868. — 1962. Phototropisme des Noctuides (Lépidopt.) : recherche de l'action de la lumière polarisée et étude de l'influence de la fréquence d'une lumière intermittente. *C. R. Acad. Sc.*, **254**, p. 4372-4374.
- FABRY (CH.), 1927. — *Introduction générale à la photométrie*. Edit. Rev. Opt. théor. instr., Paris, 178 p.

- FICHT (G. A.) et HIENTON (T. E.), 1939. — Studies on the flight of European Corn Borer Moths to light-traps : a progress report. *J. econ. Entom.*, **32**, p. 520-526.
- 1941. Some of the more important factors governing the flight of European Corn Borer moths to electric traps. *J. econ. Entom.*, **34**, p. 599-604.
- FRIEDERICH (H. F.), 1931. — Die Funktionen der Ocellen bei den Lepidopteren. *Int. Ent. Zs.*, **25**, p. 326-332.
- FROST (S. W.), 1954. — Response of Insects to black and white light. *J. econ. Entom.*, **47**, p. 275-278. — 1955. Response of Insects to ultraviolet lights. *J. econ. Entom.*, **48**, p. 155-156.
- GLICK (P. A.), 1955. — Response of Moths of the Pink Bollworm and other Cotton Insects to certain Ultraviolet and visible radiations. *J. econ. Entom.*, **48**, p. 173-175.
- GLICK (P. A.) et HOLLINGSWORTH (J. P.), 1954. — Response of the Pink Bollworm Moth to certain ultraviolet and visible radiations. *J. econ. Entom.*, **47**, p. 81-86.
- 1956. Further studies on the attraction of Pink Bollworm Moths to ultraviolet and visible radiations. *J. econ. Entom.*, **49**, p. 158-161.
- GOLDSMITH (M^{ne}), 1928. — L'évolution d'un tropisme. *C. R. Acad. Sc.*, **186**, p. 907-909.
- GOLDSMITH (T. H.), 1960. — The nature of the retinal action potential and the spectral sensitivities of ultraviolet and green receptors systems of the compound eye of the worker Honey-bee. *J. Gen. Physiol.*, **43**, p. 775-799.
- GOLDSMITH (T. H.) et RÜCK (Ph.), 1958. — The spectral sensitivities of the dorsal ocelli of Cockroaches and Honeybees. An electrophysiological study. *J. Gen. Physiol.*, **41**, p. 1171-1185.
- GOUSTARD (M.), 1958. — Réaction phototropique et régulation du comportement chez l'imago mâle de *Blatella germanica*. Thèse. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, Paris, 112 p.
- GRASSÉ (P.-P.), 1922. — Etude biologique sur le Criquet égyptien. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, **56**, p. 566-567. — 1923. Sur le phototropisme de quelques criquets. *C. R. Soc. Biol.*, **89**, p. 898-900.
- GRISON (P.), 1943. — Rythmes d'activité chez *Leptinotarsa* et leur importance pour l'étude du phototropisme. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **68**, p. 100-105.
- GRISON (P.) et SACY (R. DE), 1954. — Déplacement orienté de la femelle de *Cheimatobia Operophtera brumata*. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **59**, p. 151-154.
- GROSS (A. O.), 1913. — The reactions of arthropods to monochromatic lights of equal intensities. *J. exp. Zool.*, **14**, p. 467-514.
- HAMILTON (D. W.) et STEINER (L. F.), 1939. — Light traps and Codling-moths control. *J. econ. Entom.*, **32**, p. 867-872.
- HASSELMANN (E. M.), 1960-1962. — Ueber die relative spektrale Empfindlichkeit von Käfer und Schmetterlingsaugen bei verschiedene Helligkeiten. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, **69**, p. 537-576.
- HERMS (W. B.) et ELLSWORTH (J. K.), 1934. — Field tests of the efficacy of colored Light in trapping insect pests. *J. econ. Entom.*, **27**, p. 1055-1067.
- HORSTMANN (E.), 1935. — Die Tagesperiodischen Pigmentwanderung im Facettenauge von Nachtschmetterlinge. *Biol. Zbl.*, **109**, p. 93-98.
- HULLS (L. G.), 1938. — Some observations on *Sphinx ligustri*. *Entomologist.*, **71**, p. 268-272.
- JAHN (T. L.) et CRASCITELLI (F.), 1940. — Diurnal changes in the electrical response of the compound eye. *Biol. Bull.*, **78**, p. 42-52.
- JOHNAS (W.), 1911. — Das Facettenauge der Lepidopteren. *Zs. Wiss. Zool.*, **97**, p. 218-261.
- KABURAKI (T.) et IWASA (T.), 1933. — Notes on the minimum and optimum luminosities causing the photic responses of the Rice Borer moth. *Proc. Imp. Acad. Japan*, **9**, p. 140-142.
- KALMUS (H.), 1958. — Responses of Insects to polarized lights in the presence of dark reflecting. *Nature*, **182**, 2, p. 1526-1527.
- KILLOUGH (R. A.), 1962. — The relative attractiveness of electromagnetic energy to nocturnal insects. *Dissert. Abstr., U. S. A.*, **22**, p. 2130.

- KLEINHOUT (J.), 1957. Spinvermogen, stamöorientatie en gezichtsvermogen bij de rupsen van de dennespanner *Bupalus piniarius* L. *Ent. Ber.*, Amsterdam, **17**, p. 108-113.
- KLINGEBEIL (K. H.), 1938. — Ueber die Lichtreaktionen von Augenmutationsrassen der Mehlmotte, *Ephestia kuehniella* Zell. *Biol. Zbl.*, **58**, p. 631-646.
- LANGER (H.), 1960. — Die wirkung von Licht auf den chemischen Grundaufbau des Auges von *Calliphora erythrocephala* Meig. *J. Insect Physiol.*, **4**, p. 283-303.
- LARSEN (E. B.), 1943. — The importance of master-factors for the activity of Noctuides. Study on the activity of Insects. *Ent. Meddls.*, Copenhagen, **23**, p. 352-374. — 1948. Aktivitet øg døgnrythm hos *Plusia gamma* L. *Ann. ent. fenn.*, suppl., **14**, p. 154-159.
- LUDWIG (W.) et SCHNEIDER-HEMPEL (I.), 1954-1955. — Seitenstetigkeit niederer Tiere im Ein- und Zweilichtversuch. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere*, **65**, p. 126-140.
- LUTZ (F. E.), 1924. — Apparently non-selective characters and combination of characters including a study of ultraviolet in the relation to the flower-visiting habits of insects. *Ann. Acad. Sc. N.-York*, **22**, p. 181-283.
- MADSEN (F.), 1948. — Light-trap catching by ultraviolet ray. *Ent. meddls.*, **25**, p. 221-225.
- MANQUAT (M.), 1921. — Sur le phototropisme de *Leucoma phaeorrhæa*. *C. R. Acad. Sc.*, **172**, p. 1123-1126.
- MARSHALL (G. E.) et HENTON (T. E.), 1938. — The kind of radiation most attractive to the Codling-moth: a progress report. *J. econ. Entom.*, **31**, p. 360-366.
- MAST (S. O.), 1923-1924. — Photic orientation in insects with special references to the Drone-fly, *Eristalis tenax*, and the robber-fly, *Erax rufibarbis*. *J. Exp. Zool.*, **38**, p. 109-205.
- MAST (S. O.) et DOLLEY (W. L. Jr.), 1924. — The effect of luminous intensity on the relation between stimulating efficiency and flash-frequency of intermittent light in the Drone-fly, *Eristalis tenax*. *Amer. J. Physiol.*, **68**, p. 285-293. — 1924-1925. The relation between the stimulating efficiency of intermittent light and the length of the light and the dark periods. *Amer. J. Physiol.*, **71**, p. 163-172. — 1925. The relation between the stimulating efficiency of intermittent and continuous light. *Amer. J. Physiol.*, **72**, p. 84-88.
- MAYER (A. G.) et SOULE (C. G.), 1906. — Some reactions of caterpillars and moths. *J. Exp. Zool.*, **3**, p. 415-433.
- MEDIONI (J.), 1961. — Contribution à l'étude psycho-physiologique et génétique du phototropisme d'un insecte : *Drosophila melanogaster* Meigen. Thèse. Strasbourg, 157 p.
- MERKL (M. E.) et PRIMMER (T. R.), 1955. — Light-trap investigations at Stoneville, Missouri, and Tallulah, La., during 1954. *J. econ. Entom.*, **48**, p. 740-741.
- PARROTT (P. J.) et COLLINS (D. L.), 1934. — Phototropic responses of the Codling-moth. *J. econ. Entom.*, **27**, p. 370-379.
- PARRY (D. A.), 1947. — The function of the insect-ocellus. *J. Exp. Biol.*, **24**, p. 211-219.
- PERRAUD (J.), 1904. — Sur la perception des radiations lumineuses chez les papillons nocturnes et l'emploi des lampes-pièges. *C. R. Acad. Sc.*, **138**, p. 992-994.
- PERTTUNEN (V.), 1959. — Effect of temperature on the light-reactions of *Blastophagus piniperda* L. (Col. Scolytidae). *Ann. ent. fenn.*, **25**, p. 65-71.
- PERTTUNEN (V.) et LAHERMAA (M.), 1958. — Reversal of negative phototaxis by dessiccation in *Tenebrio molitor* L. (Col. Tenebrionidae). *Ann. ent. fenn.*, **24**, p. 69-73.
- PETERSON (A.) et HAEUSSLER (G. J.), 1928. — Response of the Oriental Peach Moth and Codling Moth to colored lights. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **21**, p. 363-374.
- PORTIER (P.), 1949. — *La Biologie des Lépidoptères*. Lechevalier, Paris, 643 p.
- RICHARD (G.), 1951. — Le phototropisme des termites en rapport avec leur anatomie sensorielle, Thèse. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, **12**, 1950, p. 485-604.
- ROBINSON (H. S.), 1951. — On the behaviour of night-flying insects in the neighbourhood of a bright source of light. *Proc. Roy. ent. Soc. London*, A, **26**, p. 13-21.

- RÜCK (PH.), 1961. — Electrophysiology of the Insect dorsal ocellus. *J. Gen. Physiol.*, **44**, p. 605-657.
- RUITER (L. DE) et VAN DER HORN (I. J.), 1957. — *Smerinthus ocellata*, changes in phototaxis during larval life. *Nature*, **179**, p. 1027.
- SCHLEGTENDAHL (A.), 1934. — Beitrag zum Farbensinn der Arthropoden. *Zs. vergl. Physiol.*, **20**, p. 545-581.
- SCHREMME (F.), 1941. — Sinnesphysiologie und Blumenbesuch des Falters von *Plusia gamma* L. *Zool. Jb., syst. ökol. Geogr.*, **74**, p. 375-434.
- STAHL (C. F.), 1954. — Trapping Hornworm Moths. *J. econ. Entom.*, **47**, p. 879-882.
- STERMER (R. A.), 1959. — Spectral response of certain stored-product insects to electromagnetic radiation. *J. econ. Entom.*, **52**, p. 882-892.
- TUURALA (O.), 1954. — Histologische und physiologische Untersuchungen über die photomechanismen erscheinungen in den Augen der Lepidopteren. *Ann. Acad. Sc. fenn.*, A, **24**, p. 1-69.
- VERHEIJEN (F. J.), 1958. — The mechanisms of the trapping effect of artificial lights sources upon animals. *Arch. Néerl. Zool.*, **13**, p. 1-107.
- VIAUD (G.), 1948. — *Le phototropisme animal, aspects nouveaux de la question*. Vrin, Paris, 98 p.
- VOUKASSOVITCH (H.) et (P.), 1926. — Observations sur le régime alimentaire et le phototropisme de la chenille d'*Hyponomeuta malinellus* Zell. *Bull. hist. nat. Toulouse*, **54**, p. 356-370.
- WALTHER (J. B.) et DODT (E.), 1959. — Die Spektralsensitivität von Insektenkomplexaugen im Ultraviolett bis 290 mμ. Elektrophysiologische Messungen an *Calliphora* und *Periplaneta*. *Zs. Naturf.*, **14**, p. 273-278.
- WELLINGTON (W. G.), 1948. — The light reactions of the Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana* Cl. (Lep. Tortricides). *Canad. ent.*, Guelph., **80**, p. 56-82. — 1953. Motor responses evoked by the dorsal ocelli of *Sarcophagus aldrichi* Parker, and the orientation of the fly to plane polarized light. *Nature*, **172**, p. 1177-1179.
- WEYRAUCH (W. K.), 1930. — Untersuchungen und Gedanken zur Lichtorientierung von Arthropoden. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. T.*, **47**, p. 291-328.
- WILLIAMS (C. B.), 1936. — The influence of Moonlight on the Activity of certain nocturnal insects, particularly of the Family Noctuidae, as indicated by a light-trap. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, **226**, p. 357-389. — 1939-1940. An analysis of 4-years captures of insects in a light trap. I. General survey, sex-proportion, phenology and time of flight. *Trans. Roy. entom. Soc. London*, **89**, p. 79-131. — 1940. An analysis of 4-years captures of insects in a light-trap. II. The effect of weather conditions of insect activity, and the estimation and forecasting of changes in the insect population. *Trans. Roy. entom. Soc. London*, **90**, p. 227-306.
- WILLIAMS (C. B.) et SINGH (B. P.), 1951. — Effect of Moonlight on Insect activity. *Nature*, **167**, p. 853.

ADDENDUM.

- DEMOLIN (G.), 1964. — Réflexions sur le comportement des insectes nocturnes soumis à une source lumineuse attractive. Application à une nouvelle technique de piégeage. *Bull. Ass. fr. pour l'avancement des Sc. (Rev. gén. Sc. pures et appliquées)*, **71**, p. 15-24.

MASSON et C^{ie}, Éditeurs,
120, B^d St-Germain, Paris (VI^e).

Dépôt légal : 2^e trim. 1964.
N^o 4131.

Imprimé
en France.

SOULISSE ET CASSEGRAIN,
Imprimeurs, Niort.

Dépôt légal : 2^e trim. 1964.
N^o 648.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

**CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE
DU PEUPLEMENT EN LÉPIDOPTÈRES
DE LA HAUTE-PROVENCE**

Vu :

Les Membres du Jury,
J. WAUTIER,
M. PAVANS DE CECCATTY,
R. GINET.

VU ET APPROUVÉ :

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
J. BRACONNIER.

VU ET ACCORDÉ LE PERMIS D'IMPRIMER :

Lyon, le 30 novembre 1963.

Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université,
P. LOUIS.

Soullisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 2^e trim. 1964. N^o d'ordre : 648.

Masson et C^{ie}, Edit., Paris. Dépôt légal : 2^e trim. 1964. N^o d'ordre : 4131.

(Printed in France.)